



Naturalis

Repositorio Institucional
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Desarrollo, secuencia de osificación y evolución del esqueleto apendicular de Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra), su comparación con otros Theria

Galliari, Fernando Carlos

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Carlini, Alfredo

Co-dirección: Sánchez-Villagra, Marcelo R.

Facultad de Ciencias Naturales y Museo
2013

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20150330001395>



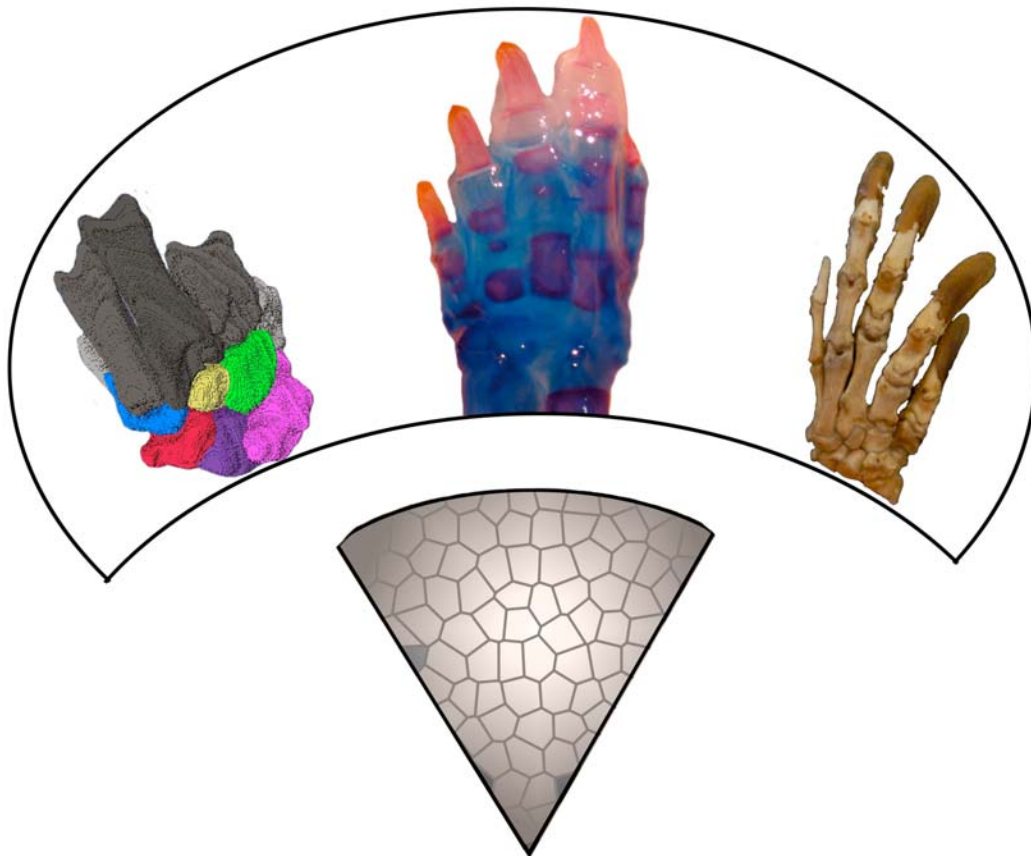
Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



Naturalis

Repositorio Institucional
FCNyM - UNLP

“DESARROLLO, SECUENCIA DE OSIFICACIÓN Y EVOLUCIÓN
DEL ESQUELETO APENDICULAR DE DASYPODIDAE
(MAMMALIA, XENARTHRA), SU COMPARACIÓN CON OTROS
THERIA”



Lic. Fernando Carlos Galliari

Director: Alfredo A. Carlini

Codirector: Marcelo R. Sánchez-Villagra

Tesis para optar por el título de Doctor en Ciencias Naturales

Facultad de Ciencias Naturales y Museo

Universidad Nacional de La Plata

Año 2013

AGRADECIMIENTOS

Numerosas son las personas que han colaborado desde diferentes ámbitos para la realización de esta Tesis Doctoral.

Quiero agradecer ante todo al amor de mi vida, por el apoyo y el cariño que en todo momento supo darme.

A mis padres por los consejos y las enseñanzas.

A mis hermanos por su preocupación constante.

A los pequeños en mi vida, Alma, Lucas, Tomás y Julieta.

A mi Director Alfredo Armando Carlini por las charlas y discusiones compartidas, enriquecedoras tanto en el ámbito profesional como en el personal.

A mi Co-Director Marcelo Ricardo Sánchez-Villagra por las constantes observaciones y sugerencias que siempre han sido de ayuda.

A mis compañeros de trabajo Martín Ciano, Analía Francia, Cecilia Krmpotic, Alejo Scarano, Mariela Castro, Mara Loza, Santiago Rodríguez y Nicolás Chimento, por brindarme su amistad, por su colaboración en diversos aspectos del desarrollo de esta Tesis, y por los trabajos realizados en conjunto.

A Agustín Abba, Cecilia Ezquiaga y Graciela Navone, por la colaboración brindada en los viajes de campaña.

A Susana Merani, Juan Pablo Luaces y Luis Rossi por la colaboración con materiales y bibliografía.

A Claudio Barbeito por las sugerencias realizadas referidas a temas de histología.

A Christian Mitgusch y Rubén Mario por realizar y enseñarme las técnicas histológicas aplicadas, al igual que las técnicas de aclaramiento y doble-tinción.

A Ingmar Werneburg por la ayuda en la utilización de los programas de reconstrucción 3D.

A Laura Wilson por los trabajos realizados en conjunto.

A Jan Prochel, Michel Laurin y Juliana Notarnicola por el material bibliográfico brindado.

También quiero agradecer especialmente a Diego Verzi e Itatí Olivares por la consulta de materiales depositados en la Sección Mastozoología del Museo de La Plata.

A Olga Vaccaro y David Flores por la consulta de materiales en el Museo Bernardino Rivadavia.

A Ulyses Pardiñas por su amistad y por haberme brindado hospedaje durante mi estadía en Puerto Madryn.

Por último quiero agradecer especialmente a mis suegros, Joaquín y Daniela, a mis cuñados, Javi, Tato, Iñaki, Miranda, Trinidad y Timoteo, a mis abuelos, tíos, primos, y a mis amigos de siempre: Nicolás, Christian y Martín.

ÍNDICE

Resumen	I
---------------	---

Abstract.....	VI
---------------	----

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN

Generalidades	1
Posición filogenética de Xenarthra en el contexto Eutheria	1
Hipótesis	10
Objetivos	10

CAPÍTULO II. EL ESQUELETO EN ADULTOS Y EN FETOS DURANTE EL PERÍODO PREOSTEOGÉNICO

1. Antecedentes.....	12
2. Materiales y métodos	13
2.1. Preparación de ejemplares subadultos/adultos.....	13
2.2. Terminología	15
2.3. Mapeo de caracteres	17
2.4. Técnicas histológicas para la reconstrucción 3D.....	18
3. Resultados	19
3.1. Descripción de los miembros del esqueleto adulto de Dasypodidae	19
3.1.1. Euphractinae	19
<i>Chaetophractus villosus</i>	21
Autopodio anterior.....	21
Autopodio posterior	30
<i>Chaetophractus vellerosus</i>	37
Autopodio anterior.....	37
Autopodio posterior	38
<i>Euphractus sexcinctus</i>	39

Autopodio anterior.....	39
Autopodio posterior.....	40
<i>Zaedyus pichiy</i>	40
Autopodio anterior.....	40
Autopodio posterior.....	40
<i>Chlamyphorus truncatus</i>	41
Autopodio anterior.....	41
Autopodio posterior.....	42
3.1.2. Dasypodinae.....	43
<i>Dasypus hybridus</i>	43
Autopodio anterior.....	43
Autopodio posterior.....	48
<i>Dasypus novemcinctus</i>	51
Autopodio anterior.....	51
Autopodio posterior.....	51
3.1.3. Tolypeutinae.....	51
<i>Priodontes maximus</i>	51
Autopodio anterior.....	51
Autopodio posterior.....	55
<i>Cabassous chacoensis</i>	56
Autopodio anterior.....	56
Autopodio posterior.....	58
<i>Tolypeutes matacus</i>	60
Autopodio anterior.....	60
Autopodio posterior.....	61
3.2. Mapeo de caracteres.....	62
3.3. Conformación de los autopodios en el período preosteogénico....	67
3.3.1. Autopodio preosteogénico de <i>Chaetophractus</i>	68
3.3.2. Autopodio preosteogénico de <i>Dasypus</i>	70
4. Discusión.....	73
Las manos en Dasypodidae.....	73
El quinto dedo de <i>Dasypus</i>	77
Los pies de Dasypodidae.....	78

CAPÍTULO III. SECUENCIAS DE OSIFICACIÓN EN DASYPODIDAE

1. Antecedentes	81
2. Materiales y métodos	83
2.1. Técnica de aclaramiento y doble tinción de prenatales, neonatos y crías	83
2.2. Construcción y descripción de las secuencias de osificación de <i>Dasyopus</i> y <i>Chaetophractus</i>	87
2.3. Análisis comparativo de las secuencias de osificación	87
2.3.1. Taxones seleccionados	88
2.3.2. Métodos event-pair (Smith, 1996) y event-pair cracking (Jeffery et al., 2002b)	92
2.3.2.1. Construcción de Matrices de eventos apareados	94
2.3.2.2. Construcción de la Matriz de taxones por caracteres ..	94
2.3.2.3. Filogenia de referencia	95
2.3.2.4. Mapeo de la matriz de caracteres en la filogenia de referencia (Smith, 1996)	97
2.3.2.5. Event-pair cracking (Jeffery et al., 2002b)	98
3. Resultados	101
3.1. Secuencia de osificación en <i>Dasyopus hybridus</i>	101
3.2. Secuencia de osificación en <i>Chaetophractus vellerosus</i>	106
3.3. Secuencia de osificación en <i>Chaetophractus villosus</i>	109
3.4. Event-pairing	112
3.5. Event-pair cracking	114
4. Discusión	118

CAPÍTULO IV. MADUREZ ESQUELETARIA DE LOS ARMADILLOS RECIÉN NACIDOS

1. Antecedentes	124
2. Materiales y métodos	126
3. Resultados	128
3.1. Esqueleto postcraneal	128
3.2. Tegumento	134
4. Discusión	145

**CAPÍTULO V. CONSIDERACIONES FINALES, CONCLUSIONES Y
PERSPECTIVAS FUTURAS**

1. Consideraciones finales.....	149
2. Conclusiones	153
3. Perspectivas futuras	157

APÉNDICE	159
-----------------------	------------

BIBLIOGRAFÍA	199
---------------------------	------------

Resumen

Entre los Xenarthra actuales, los más diversos son los Dasypodidae, tanto en número de especies como en abundancia y distribución latitudinal. También ellos son los que tienen el registro paleontológico más antiguo, que comienza en el Paleoceno tardío. Entre esta diversidad de dasipódidos claramente se reconocen dos clados principales muy bien diferenciados al menos desde el Eoceno medio-tardío (ca. 45 Ma), el de los Dasypodinae y el de los Euphractinae. Ellos están especialmente definidos por caracteres provenientes del estudio de los osteodermos que componen sus corazas, y por ciertas características de su arquitectura craneana. Por el contrario, los estudios comparativos referidos al esqueleto apendicular, en particular los autopodios, son escasos. El concepto de heterocronía (el cambio evolutivo en la cronología del desarrollo), es un tema central para completar la unión entre evolución y desarrollo. La heterocronía de secuencias analiza el orden en el que ocurren los eventos del desarrollo, considerándose un evento como cualquier acontecimiento que ocurra en un momento de la ontogenia. Solo recientemente los xenartros han sido estudiados parcialmente en este aspecto. Los mecanismos que conducen a diferencias en una secuencia de desarrollo (e.g. en una secuencia de osificación) y el impacto potencial de estas diferencias en la diversidad morfológica en adultos, particularmente en sus autopodios, permanece pobremente conocida, siendo así un gran campo de exploración. Las hipótesis de trabajo consideradas son: 1- los caracteres del esqueleto apendicular de los Dasypodidae tienen valor filogenético, 2- los principales eventos cladogenéticos en los Daypodidae se ven reflejados en sus carpos y tarsos, 3- las heterocronías son las responsables de los cambios de esos carpos y tarsos. Se persiguieron los siguientes objetivos a fin de someter a prueba las hipótesis planteadas: a) primario, estudiar el desarrollo ontogenético comparado del esqueleto apendicular de Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra), a fin de comprender la evolución y cladogénesis de la familia, identificando heterocronías en el desarrollo que puedan ser analizadas en un contexto filogenético; b) secundarios: 1- estudiar el desarrollo ontogenético comparado del esqueleto apendicular (en especial carpos y tarsos), en Dasypodinae y Euphractinae; 2- estudiar el

desarrollo de estructuras homólogas en otros xenartros no Dasypodidae; 3- estudiar la morfología comparada de carpos y tarsos de las especies actuales e interpretar adecuadamente sus homologías en base a estudios embriológicos; 4- definir modelos morfológicos a base de datos embriológicos para Dasypodidae; 5- estudiar el material homólogo de taxones extinguidos sin representantes actuales de Dasypodinae (e.g. *Stegotheriini*) y Euphractinae (e.g. *Eutatini*); 6- identificar posibles heterocronías en el desarrollo y analizarlas en el contexto temporal de diversificación de los principales clados; 7- seleccionar caracteres para análisis filogenéticos combinados con otras fuentes de datos (e.g. moleculares y morfológicos); y 8- comparar con otros terios y evaluar sus relaciones filogenéticas.

El material analizado en este estudio se enumera a continuación: 1- Esqueletos de 62 especímenes subadultos/adultos de casi todos los géneros de armadillos actuales; 2- Más de 2500 cortes histológicos seriados de fetos en estadios previos a la osificación, para reconstrucciones 3D; 3- Se colorearon con una técnica de aclaramiento y doble tinción 58 fetos, neonatos y postnatales, correspondientes a tres especies (*D. hybridus*, *C. villosus* y *C. vellerosus*), para conformar las secuencias de osificación; 4- Se analizaron los esqueletos postcraneales de tres neonatos coloreados con la misma técnica, a la vez que se estudiaron alrededor de 400 cortes histológicos del tegumento de dos de ellos. A este material se le adicionan los datos obtenidos de fuentes bibliográficas que incluyen: 1- Información referida al esqueleto adulto de armadillos fósiles de grupos cercanos (e.g. *Stegotheriini*, *Eutatini*, otros euphractinos fósiles, etc.), y que incluye a *Stegotherium*, *Proeutatus*, *Prozaedyus*, *Peltephilus* y *Propalaeohoplophorus*. 2- Secuencias de osificación de otros mamíferos (*Monodelphis domestica*, *Didelphis marsupialis*, *D. albiventris*, *Cryptotis* sp., *Rhabdomys pumilio*, *Cavia porcellus*, *Mesocricetus auratus*, *Mus musculus*, *Rattus norvegicus*, *Macaca mulatta*, *Pan troglodytes*, *Homo sapiens*, *Canis lupus*, *Felis catus*, *Sus scrofa*, *Bos taurus*, *Equus asinus*, *E. caballus*) que se utilizaron en el análisis de heterocronía de secuencias. Para cada taxón se conformó una matriz de 435 pares de eventos que fueron combinadas en una gran matriz de taxones por caracteres (435 pares de eventos por 18 taxones). La matriz de taxones por caracteres consistió en 7830 caracteres, a partir de ella se mapearon

directamente los eventos apareados en una filogenia preestablecida (método Event-pairing), y luego se reconstruyeron las secuencias de los nodos ancestrales e identificaron los eventos sinapomórficos (utilizando Event-pair cracking). Del mapeo de los eventos apareados (Event-pairing) se obtuvieron un 74% de eventos apareados con un patrón de distribución homogéneo, un 20,9% sin un patrón claro de distribución, y un 5,1% restante que incluye eventos apareados caracterizando diversos clados de Mammalia, excepto Xenarthra. Sin embargo, del análisis de Event-pair cracking se obtuvieron seis eventos sinapomórficos para Xenarthra (osificaciones tardías del escafoides, unciforme y navicular, y tempranas del lunar, calcáneo y cuboides), y 21 eventos autapomórficos característicos de *Dasypus* y *Chaetophractus*, entre los que se destaca el adelantamiento de las falanges ungueales en ambos.

A partir de los resultados obtenidos derivados del estudio del esqueleto autopodial de los Dasypodidae en las diferentes etapas del desarrollo (incluyendo el período preosteogénico, la etapa de osificación primaria, la etapa neonatal y la adultez), se arriba a las siguientes conclusiones:

1- Desde un punto de vista de la morfoanatomía esquelética: a) la relación entre los elementos del carpo y tarso en los Dasypodinae es diferente a la encontrada en los Euphractinae; b) Los Euphractinae presentan los autopodios más distribuidos dentro de Dasypodidae y probablemente los más conservadores. La mano es pentadáctila y amplia, con una región carpal cuyos elementos se vinculan en condición de “diplatría”. El pie, también pentadáctilo, es amplio y siempre con un prehallux. El eje de flexión dorsoplantar pasa entre los dedos II y III; c) Los Dasypodinae presentan una combinación de caracteres en la región carpal que los diferencia del resto de los Dasypodidae. Estas modificaciones estarían asociadas a la pérdida de la funcionalidad del quinto dedo y al desarrollo equivalente de los dedos II y III. El pie tiene algunas características que indicarían una especialización a la cursorialidad y a la digitigradía (e.g. calcáneo elongado y tubérculo peroneal pobremente desarrollado). El eje de flexión dorsoplantar pasa por el tercer dedo.

2- Desde un punto de vista de los criterios para identificar los elementos de la región carpal se concluye que los centros de osificación presentes son fundamentales a la hora de establecer homologías. El trapecio-trapezoide de los eufractinos tiene su homología en los dos carpales distales más internos, de acuerdo a la presencia de los centros de osificación que los originan.

3- Desde el análisis de la esqueletogénesis del autopodio se arriban a los siguientes resultados: a) Las secuencias de osificación del autopodio se encuentran muy conservadas en Dasypodidae, al igual que en el resto de los mamíferos. b) De acuerdo a la evidencia embriológica disponible, cuando los elementos cartilaginosos presentan tamaños relativos extremos (muy grandes o muy pequeños), la aparición de sus centros de osificación tiende a desplazarse temporalmente a etapas más tempranas o más tardías de la secuencia, según se trate de un elemento grande o pequeño, respectivamente. c) Se verifica, en concordancia con reportes parciales previos para Xenarthra, el adelantamiento de la osificación de falanges distales para ambos armadillos. d) La esqueletogénesis del autopodio en los armadillos podría tener cierto grado de compartimentalización. Los elementos que conforman cada compartimento, osifican de acuerdo al tamaño relativo de sus moldes cartilaginosos. Los de mayor tamaño comienzan a osificar más temprano que los de menor tamaño. e) En la mano se podrían identificar tentativamente al menos cuatro compartimentos bien diferenciados, las falanges proximales, falanges medias y distales, y los metacarpales. La región carpal probablemente esté compuesta por más de un compartimento. Esta compartimentalización observada en el autopodio bien podría hacerse extensiva a otras regiones del esqueleto cuyos elementos osifiquen a partir de moldes previos de cartílago. Futuros estudios relacionados a la modularidad en el desarrollo, que incluyan a las secuencias de osificación en su análisis, son necesarios para dilucidar los patrones aquí propuestos tentativamente.

4- Las conclusiones referidas a aspectos ecomorfológicos establecen que: a) las diferencias observadas entre los autopodios de dasipodinos y eufractinos, indicarían que los mecanismos de excavación son diferentes en ambos clados, presentando los eufractinos una mano con rasgos más

similares a los de un mamífero fosorial de tipo *scratch-digger*. Los Dasypodinae, sin embargo, presentan una arquitectura morfológica muy diferente, vinculada a la reducción del quinto dedo de la mano y el concomitante reacomodamiento de los carpales; b) La madurez esquelética y de ciertas estructuras tegumentarias al momento del nacimiento indicarían que los neonatos de *Chaetophractus vellerosus* son esencialmente altriciales. Por el contrario, los recién nacidos de *Dasypus hybridus* poseen características precociales; c) La altricialidad/precocialidad existente entre los armadillos seguramente influye en las estrategias de supervivencia y dispersión propias de cada taxón; d) La mayor madurez de los folículos pilosos en los neonatos de *Chaetophractus* podría estar relacionada a la distribución geográfica en climas más fríos respecto a los Dasypodinae.

Se plantea la necesidad de extender estos estudios a más estadios ontogenéticos, a más taxones (e.g. Tolypeutinae) y al resto del esqueleto post-craneano, ya que las variaciones cronológicas y morfológicas observadas entre los principales clados de Dasypodidae, deben tener su reflejo tanto en las cinturas como en las columnas vertebrales y sus vértebras.

Abstract

The Dasypodidae are among the most diverse and widely distributed xenarthran mammals. They have also the longest paleontological record, spanning from the late Palaeocene to the present. Two clades are clearly recognized at least from middle-late Eocene (ca. 45 Ma), Dasypodinae and Euphractinae. They are diagnosed by several features, which relate to osteoderm morphology and certain aspects of their cranial architecture, anatomical areas that have been subject of several studies. In contrast, comparative studies regarding appendicular skeleton, such as autopodial skeleton, are scarce. The concept of heterochrony (evolutionary change during developmental timing) is central to investigate the link between evolution and development. Sequence heterochrony deals with changes in the order in which developmental events occur (considering an event as a discrete stage characterized by the onset of a particular developmental phenomenon). Until recently, few studies on skeletogenesis focused on xenarthran sequence heterochrony, and detailed analyses on autopodial skeleton were yet to be explored. The mechanisms underlying differences in developmental sequence (e.g. ossification sequence) and the potential impact on adult morphological diversity, particularly autopodial diversity, remains poorly known. This thesis aims at addressing these issues. Working hypothesis tested are: 1- Dasypodidae appendicular skeletal characters have phylogenetic value, 2- carpus and tarsus are informative about main cladogenetic events in Dasypodidae, 3- heterochronic shifts are associated with changes in the carpus and tarsus. The goals of this work are: a) primarily, study the comparative ontogenetic development of the appendicular skeleton in Dasypodidae, in order to understand the evolution and cladogenesis of the clade, by identifying heterochronies which can be analysed within a phylogenetic framework; b) secondarily: 1- study the ontogenetic development of the appendicular skeleton (specially carpals and tarsals) in Euphractinae and Dasypodinae, within a comparative framework; 2- study the development of homologous structures in other non-Dasypodidae xenarthrans; 3- study the comparative morphology of carpals and tarsals in living species while

investigating their homologies based on embryological data; 4- define morphological models of evolutionary transformation for Dasypodidae, with basis on embryological data; 5- study homologous material from extinct taxa of Dasypodinae (e.g. *Stegotheriini*), and Euphractinae (e.g. *Eutatini*); 6- identify developmental heterochronies and analyse them within a temporal framework of cladogenetic diversification; 7- select characters for phylogenetic analysis in combination with other sources of data (e.g. molecular, and morphological data); and 8- compare with other therian mammals and evaluate their phylogenetic relationships.

The following materials were used in this study: 1- dry skeletons from 62 subadult/adult specimens from almost all recent armadillo genera; 2- over 2500 serial histological slices from early fetuses (previous to ossification stages), for three-dimensional analyses; 3- ossification sequence data obtained from 58 cleared and double-stained fetuses, neonatal, and postnatal stages from three species of armadillos (*D. hybridus*, *C. villosus*, and *C. vellerosus*); 4- three neonates, to investigate integument and skeletal maturity information, using clearing and double-stained technique for postcranial skeleton, and serial histological preparation for the integument (near 400 slices). Additional information was obtained from bibliographic sources: 1- regarding adult skeletal information, fossil close-related taxa were included (*Stegotherium*, *Proeutatus*, *Prozaedyus*, *Peltephilus*, and *Propalaeohoplophorus*); 2- ossification sequences from other mammals (*Monodelphis domestica*, *Didelphis marsupialis*, *D. albiventris*, *Cryptotis* sp., *Rhabdomys pumilio*, *Cavia porcellus*, *Mesocricetus auratus*, *Mus musculus*, *Rattus norvegicus*, *Macaca mulatta*, *Pan troglodytes*, *Homo sapiens*, *Canis lupus*, *Felis catus*, *Sus scrofa*, *Bos taurus*, *Equus asinus*, *E. caballus*), which were used in the sequence heterochrony analysis. A matrix of 435 event-pair was made for each taxon and later combined to obtain a taxon character matrix (435 event-pair x 18 taxa). This large matrix consisting of 7830 characters was used to map the data onto a pre-existing phylogeny, using the Event-pairing approach. Afterwards, ancestral sequences were obtained from each node to identified synapomorphic events (using Event-pair cracking). Results from phylogenetic mapping indicates that 74% of event-pairs show a homogeneous distribution pattern, 20.9% have no clear distribution pattern,

and the remaining 5.1% show event-pairs characterizing a few clades, with the exception of Xenarthra. Event-pair cracking analysis yielded the following results: six synapomorphic events for Xenarthra (delayed ossification of scaphoid, unciform, and navicular; early ossification of lunar, calcaneus, and cuboid), and 21 autapomorphic events characterizing *Dasypus* and *Chaetophractus*, among them early ossification of the ungual phalanx is present in both genera.

Results obtained from the study of autopodial skeleton in Dasypodidae, through a series of developmental stages (which include preosteogenic stage, primary ossification stages, neonatal stage, and adulthood), were congruent with the following conclusions:

1- According to skeletal morpho-anatomic results: a) the arrangement of the carpals and tarsals found in Dasypodinae is different to that found in Euphractinae; b) Euphractinae autopodium are widely distributed across Dasypodidae, and are probably the most conservative morphology. The hand is wide and pentadactyl, with carpals arranged in a “diplartic” condition. The foot, also pentadactyl, is wide and carries a prehallux. Dorso-plantar flexion axis passes between fingers II and III; c) Dasypodinae distinguishes from other Dasypodidae by showing a composite of characters in the carpal region. These differences are associated to the loss of a functional fifth digit, and equally developed second and third digits. Some features in the foot suggest a specialization to cursoriality and digitigrady (e.g. elongated calcaneum, and poorly developed peroneal tubercle). Dorso-plantar flexion axis passes through third finger.

2- According to criteria used to identify elements from the carpal region, ossification centers present during development are critical to establish homologies. According to the presence of their corresponding ossification centers, euphractines trapezium-trapezoid are homologous to distal carpals I and II.

3- Analysis of autopodial skeletogenesis yielded the following results: a) like the rest of mammals, ossification sequences of the autopodium are highly conserved among dasypodids; b) according to embryological evidence, when cartilage elements are extremely sized (too large or too small), the onset of ossification tends to move to earlier or later stages in the sequence,

according to larger or smaller elements, respectively; c) displacement to earlier stages of the distal phalanges for both armadillos is consistent with previous reports for Xenarthra; d) autopodial skeletogenesis in armadillos shows certain degree of compartmentalization (modules). Elements within each compartment ossified according to the relative size of their cartilage casts. Larger elements ossified earlier than smaller ones. e) At least four compartments could be tentatively identified in the hand: proximal phalanges, medial phalanges, distal phalanges, and metacarpals. The carpal region probably covers more than one compartment. This kind of compartmentalization could be extensive to other parts of the skeleton that ossified endochondrally. Future studies of modularity that incorporate ossification sequences information are necessary to assess the patterns outlined here.

4- The main eco-morphological results are summarized as follows: a) differences recorded between dasipodines and euphractines autopods show that digging mechanism are different in both clades, with euphractines showing a hand similar to typical scratch-diggers mammals. On the other hand, dasypodines show a modified morphology in which the reduction of the fifth finger parallels a rearrangement of the carpals; b) skeletal and integument maturity at birth indicate that *Chaetophractus vellerosus* neonates are altricial. Conversely, *Dasypus hybridus* neonates have precocial features; c) the higher degree of maturity in the pilose follicles of *Chaetophractus* neonates is probably related to their distribution in cooler habitats when compared to Dasypodinae. The altriciality/precocity spectrum within armadillos probably have a bearing on survival and dispersal strategies inherent to each taxon.

Future work should increase ontogenetic stages of related taxa (e.g. Tolypeutinae) to fully understand the evolutionary patterns in the entire clade. Inclusion of the rest of postcranial skeleton is also recommended, because chronological and morphological variation recorded between both Dasypodidae clades probably occurred also in both girdles and vertebral elements.

Capítulo I

Introducción

Generalidades

Los Xenarthra componen un grupo de mamíferos distintivo de América del Sur, de adaptaciones ecomorfológicas y esqueléticas diversas y cuyas relaciones filogenéticas con el resto de los Theria son controvertidas. Si bien han tenido una gran diversificación taxonómica y morfológica durante el Cenozoico, los representantes actuales comprenden cuatro familias: Dasypodidae (armadillos), Myrmecophagidae (osos hormigueros), Megalonychidae y Bradypodidae (perezosos arborícolas) (McKenna y Bell, 1997); a los que habría que sumar la extensa diversidad de las ya extinguidas. El carácter derivado más conspicuo, aunque no el único, que los agrupa es la presencia de articulaciones intervertebrales xenartrales que aparecen en la zona torácica posterior y lumbar (Engelmann, 1985; Gaudin, 1999), y es el que da origen a su nombre (*xenos*= extraño, y *arthros*= articulación).

Posición filogenética de Xenarthra en el contexto Eutheria

Las más recientes propuestas filogenéticas basadas en datos moleculares, proponen a Xenarthra como uno de los cuatro clados principales de Eutheria, siendo los tres clados restantes Afrotheria, Euarchontoglires y Laurasiatheria, los últimos dos agrupados en el clado Boreoeutheria (Murphy et al., 2001b). La posición de Xenarthra dentro de Eutheria es ciertamente discutida, y actualmente es explicada a partir de tres hipótesis principales que fueron propuestas en los últimos años: la primera ubica a Xenarthra como la divergencia más basal, seguida por la de Afrotheria y Boreoeutheria reunidos

en el clado Epitheria (Figura 1.1a); esta hipótesis es apoyada por datos tanto moleculares (Kriegs et al., 2006) como morfológicos (Shoshani y McKenna, 1998). Sin embargo, el clado Epitheria ha sido definido originalmente bajo agrupamientos diferentes. En un principio se agrupó a Xenarthra junto con los pangolines (*Manis*) y los cerdos hormigueros (*Orycteropus*) en un grupo llamado Edentata (e.g. Vicq d'Azyr, 1792; Cuvier, 1798). Más tarde, Huxley (1872) ubicó los cerdos hormigueros en el orden Tubulidentata y a los pangolines en Squamata, nombre preocupado que se reemplaza por Pholidota (Weber, 1904). En 1885 Oldfield Thomas propuso, a base de ciertos rasgos del desarrollo de la dentición, que los Edentata, comprendiendo a Xenarthra, *Manis* y *Orycteropus*, se agrupen en Paratheria, siendo separados del resto de los Mammalia. Algunos morfólogos agruparon posteriormente en la Cohorte Edentata los órdenes Xenarthra, Pholidota y el suborden Paleanodonta (Orden *incertae sedis*; Rose et al., 1991), del Paleógeno de Norteamérica y Europa (e.g. McKenna, 1975; Cifelli, 1983; Novacek y Wyss, 1986; Novacek, 1992; Patterson et al., 1992) e incluso McKenna (1975) otorgó el nombre de Epitheria al resto de los euterios. Actualmente, mediante sucesivos estudios moleculares, los pangolines han sido ubicados cercanos al clado Carnivora, dentro de Boreoeutheria, descartándose la idea de un ancestro común entre Xenarthra y Pholidota (e.g., de Jong et al., 1985; Shoshani, 1986; Delsuc et al., 2001, 2002; Madsen et al., 2001; Murphy et al., 2001a). Una segunda hipótesis, apoyada por datos sólo moleculares, ubica a Afrotheria como el clado más basal, separado del resto de los Eutheria que forman el clado Exafroplacentalia (=Notolegia) (Waddell et al., 2001; Madsen et al., 2001; Murphy et al., 2001a, b; Amrine-Madsen, 2003; Waddell y Shelley, 2003; Nikolaev et al., 2007) (Figura

I.1b); la tercera hipótesis reúne Xenarthra y Afrotheria en el clado Atlantogenata, grupo hermano de Boreoeutheria (Figura I.1c).

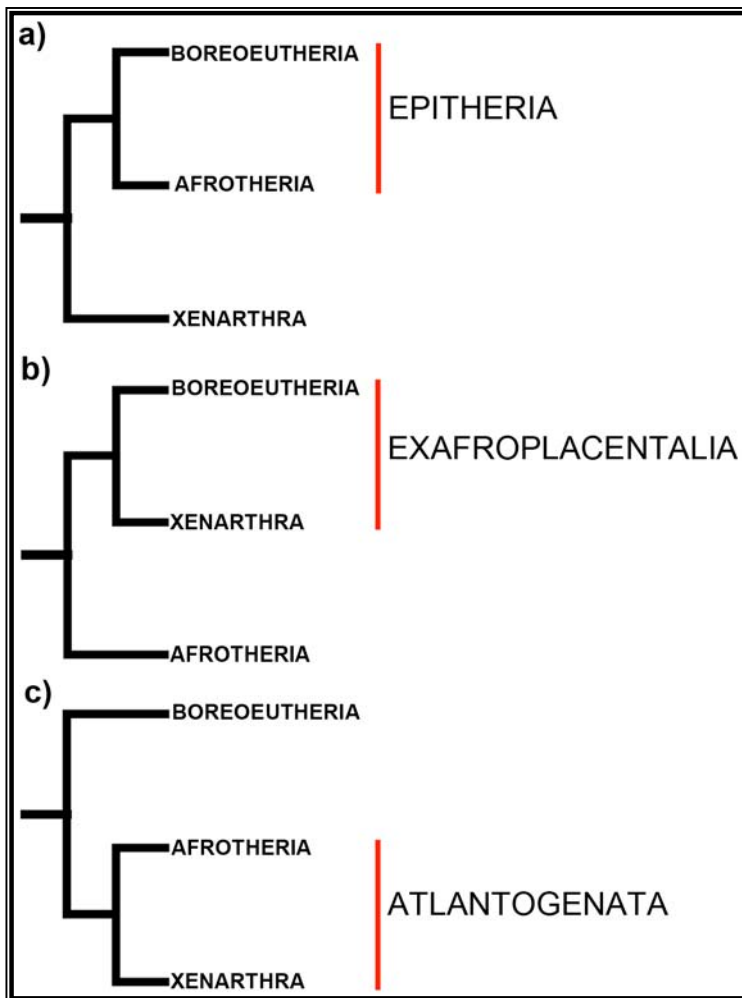


Figura I.1. Hipótesis de las relaciones filogenéticas basales entre mamíferos placentarios.

a) Hipótesis Epitheria.

b) Hipótesis Exafroplacentalia.

c) Hipótesis Atlantogenata.

Esta última hipótesis que propone el clado Atlantogenata, informalmente llamados “placentarios del sur” (Asher et al., 2009), tiene sustento en datos moleculares (Madsen et al., 2001; Murphy et al., 2001a; Delsuc et al., 2002; Douady y Douzery, 2003; Waddell y Shelley, 2003; Kjer y Honeycutt, 2007) y también es soportada por datos de fuentes morfológicas. Tanto afroterios como xenartros exhiben disparidad en el tiempo de erupción de la dentición definitiva respecto del crecimiento, debido a un retraso en la erupción de la dentición adulta, o al crecimiento corporal inusualmente rápido al tamaño adulto (Asher y Lehmann, 2008; Asher y Olbricht, 2009; Ciancio et al., 2012). Además, los

“placentarios del sur” también exhiben una alta variabilidad en el número de vértebras toracolumbares (Sánchez-Villagra et al., 2007; Galliari et al., 2010). Además, algunos de ellos presentan una mayor proporción de anomalías en el esqueleto axial (Buchholtz y Stepien, 2009). Esto último podría relacionarse con el hecho de que en este grupo se encuentran los únicos representantes (los perezosos arborícolas y los manatíes) que se desvían de la condición de siete vértebras cervicales típica de la mayoría de los mamíferos (Asher et al., 2009).

En un trabajo reciente, Wildman et al. (2007) justifican el esquema de “placentarios del sur” (Atlantogenata) *versus* “placentarios del norte” (Boreoeutheria) mediante una serie de eventos vicariantes. En el Jurásico, Eutheria estaba distribuido en Pangea, y los cuatro clados no se encontraban diferenciados. Durante el Cretácico, luego de la división del supercontinente, Atlantogenata se diferencia en Gondwana, y Boreoeutheria lo hace en Laurasia. En el sur, la separación de Gondwana en África y Sudamérica durante el Cretácico tardío, coincide con la diferenciación de los clados de Xenarthra y Afrotheria.

En el mismo año, Hallström et al. (2007), mediante el análisis de secuencias conservadas codificantes de proteínas, llegan a las mismas conclusiones que Wildman et al. (2007) respecto a la separación de los clados Atlantogenata y Boreoeutheria, sin embargo, el escenario biogeográfico planteado es diferente ya que proponen una colonización durante el Cretácico tardío de los Xenarthra hacia América del Sur a partir de Laurasia. Esta hipótesis tiene sustento en el hecho de que no se encuentran fósiles de afroterios en yacimientos Cretácicos en América del Sur ni de xenartros en

África. Más aún, los miembros más antiguos del “crown-group” de Afrotheria probablemente tienen sus raíces en Laurasia (Asher et al., 2003; Zack et al., 2005).

Posición filogenética de Dasypodidae (Cingulata, Xenarthra, Mammalia)

Xenarthra incluye a dos clados, Pilosa y Cingulata; los primeros están representados por los actuales perezosos arborícolas y osos hormigueros, y los extinguidos perezosos terrestres. Al segundo clado pertenecen los armadillos actuales y fósiles, y los pampaterios y gliptodontes, sólo con representantes fósiles.

Entre los Cingulata, la evidencia fósil sugiere que los Pampatheriidae (pampaterios), Glyptodontidae (gliptodontes) y Dasypodidae (armadillos) han tenido historias evolutivas independientes desde, por lo menos, el Eoceno medio (Scillato-Yané, 1986; Carlini et al., 2005, 2010). Las relaciones entre los armadillos y entre ellos y los otros cingulados son controvertidas. Tradicionalmente, los Cingulata han sido divididos en dos grupos con diferente jerarquía linneana, superfamilia algunas veces, o familia otras. Los Glyptodontoidea incluyen, en todas las clasificaciones, a los gliptodontes (McKenna y Bell, 1997, Paula-Couto, 1979; Hoffstetter, 1958). Los Dasypodoidea están representados por los armadillos, en la familia Dasypodidae, y los peltefilidos, en la familia Peltephilidae. La posición de los pampaterios es menos estable a lo largo de la literatura: Simpson (1945), Paula-Couto (1979) y Scillato-Yané (1980), entre otros, los ubican dentro de Dasypodidae, aunque en una subfamilia diferente a la del resto de los armadillos, y un análisis cladístico reciente (Abrantes y Bergqvist, 2006) es

congruente con esta hipótesis; otras propuestas sugieren un ancestro común entre pampaterios y gliptodontes (Carlini y Scillato-Yané, 1993; McKenna y Bell, 1997; Gaudin y Wible, 2006).

Entre los Xenarthra actuales, los más diversos son los Dasypodidae, tanto en número de especies como en abundancia y distribución latitudinal. También ellos son los que tendrían el registro paleontológico más antiguo, ya que se los conoce por restos de osteodermos aislados provenientes incluso del Paleoceno tardío (Oliveira y Bergqvist, 1998; Bergqvist et al., 2004). En estos casi 60 Ma han sido conservadores en su estructura general, aunque sin embargo es posible apreciar una cladogénesis muy vívida manifestada en más de 180 especies nominales. Entre esta diversidad de dasipódidos claramente se reconocen dos clados principales muy bien diferenciados al menos desde el Eoceno medio-tardío (ca. 45 Ma), el de los Dasypodinae y el de los Euphractinae (Carlini et al., 2005, 2009, 2010). Estos dos grandes clados están definidos especialmente por caracteres derivados del estudio de los osteodermos que componen sus corazas (e.g. Carlini et al., 2009; Carlini y Scillato-Yané, 1996; Ciancio y Carlini, 2008; Scillato-Yané, 1982) y, secundariamente, por otras fuentes tales como la arquitectura craneana en general, o detalles de alguna de sus regiones (e.g. la temporal) (e.g. Patterson et al., 1989 y bibliografía citada allí; Gaudin y Wible, 2006).

Sistemática de los Dasypodidae

De acuerdo a McKenna y Bell (1997), los Dasypodidae, están divididos en tres subfamilias: Dasypodinae, Euphractinae y Tolypeutinae. Los representantes vivientes incluyen 21 especies distribuidas en 9 géneros

(Gardner, 2005; Nowak, 1999), que se encuentran agrupadas en cinco tribus: Dasypodini (Dasypodinae), Euphractini y Chlamyphorini (Euphractinae), y Tolypeutini y Priodontini (Tolypeutinae), las cuales están sustentadas por caracteres morfológicos diversos (Wetzel, 1985a; McKenna y Bell, 1997), entre ellos la estructura de sus espermatozoides (Cética et al., 1998; Cética y Merani, 2008). A estas cinco tribus, que engloban además a representantes fósiles, se le agregan tres que sólo poseen representantes extintos: una tribu de la subfamilia Euphractinae, Eutatini (Bordas, 1933; Simpson, 1945; McKenna y Bell, 1997), y dos de la subfamilia Dasypodinae, Astegotheriini y Stegotheriini (Ameghino, 1889; McKenna y Bell, 1997; Carlini et al., 2005).

La heterocronía en el estudio de los Xenarthra

El concepto de heterocronía, el cambio evolutivo en la cronología del desarrollo, es un tema central para completar la unión entre evolución y desarrollo (Smith, 2001). Su definición ha sido tema de debate durante los últimos 150 años y con las publicaciones de Stephen J. Gould en la década del '70 (Gould, 1977; Alberch et al., 1979) el tema ha ganado relevancia. A partir de allí, los estudios referidos a heterocronía se multiplicaron y actualmente se dividen en dos grandes campos: la heterocronía de crecimiento, que se asocia a los estudios clásicos de heterocronía donde se analiza esencialmente el tamaño y la forma, y la heterocronía de secuencias, que analiza el orden en el que ocurren los eventos del desarrollo, considerándose un evento como cualquier acontecimiento que ocurra en un momento de la ontogenia (e.g. la aparición de un órgano, de un grupo celular que originará un tejido, o de un centro de osificación). El interés en el análisis de las secuencias de desarrollo

es relativamente reciente, y deriva de dos fuentes principales: primero, del debate ligado a la existencia de un estadio conservado filotípico en el desarrollo de los vertebrados, generalmente definido como un período del desarrollo de baja divergencia fenotípica común a un grupo de organismos (ver Bininda-Emonds et al. 2003a para una discusión respecto de otras definiciones de estadio filotípico). La aparición de caracteres claves durante el desarrollo es utilizada para cuantificar el estadio filotípico (e.g. en vertebrados la aparición del corazón, arcos branquiales, esbozos de cola y apéndices) y su definición depende fundamentalmente de cuánto cambian los momentos de aparición de unos respecto de otros durante este período; segundo, del desarrollo del método de “event-pairing” (Smith, 1996, Mabee y Trendler, 1996, y Velhagen, 1997), que compara la aparición relativa de eventos del desarrollo de forma apareada, y que ha revolucionado el análisis de las secuencias de desarrollo. A través de este método, varios estudios han demostrado heterocronías de secuencias a partir de la optimización de eventos apareados sobre árboles filogenéticos preexistentes (e.g., Smith, 1996, 1997; Velhagen, 1997; Prochel et al., 2004).

De hecho, los trabajos analíticos sobre heterocronía de secuencias en mamíferos se han incrementado notablemente en los últimos 15 años (e.g. Bininda-Emonds et al., 2003b; Prochel et al., 2004; Sánchez-Villagra, 2002; Smith, 1997; Wilson et al., 2010) y solo recientemente los xenartros han sido estudiados parcialmente en este aspecto (Hautier et al., 2010, 2011).

Por ejemplo, mediante el análisis comparativo de las diferentes regiones del esqueleto axial en mamíferos, Hautier et al. (2010) propusieron un criterio basado en las secuencias de osificación, es decir en el orden en que aparecen

los centros de osificación, para distinguir entre vértebras cervicales y torácicas. A partir de ello demostraron que las vértebras cervicales “supernumerarias” presentes en el perezoso arborícola *Bradypus*, poseen un patrón de osificación similar al de las vértebras torácicas. De esta manera, la variación en el número de vértebras cervicales es interpretada como homeótica (el cambio en el número de elementos de la región cervical se produce a expensas de la región torácica, sin que haya variación en el número total), al contrario de lo observado por Buchholtz y Stepien (2009), quienes argumentan que el cambio en el número de vértebras cervicales no se produce por cambios estrictamente homeóticos sino por cambios en los patrones de expresión de los dominios primaxial y abaxial del mesodermo. Más allá de esta contribución, referida exclusivamente al desarrollo de la columna vertebral, el único trabajo de análisis comparativo de secuencias de osificación (Hautier et al., 2011) donde se incluyen *Xenarthra*, investiga la existencia de eventos heterocrónicos a nivel craneano y postcraneano entre los diferentes clados de *Mammalia*. Sin embargo, la representatividad de los armadillos es baja, ya que sólo incluye a *Dasypus novemcinctus* y, probablemente debido al nivel de madurez de los especímenes utilizados, las secuencias de osificación de regiones como el carpo y el tarso no fueron utilizadas.

Los mecanismos que conducen a diferencias en una secuencia de desarrollo y el impacto potencial de estas diferencias en la diversidad morfológica en adultos permanecen pobremente conocidos, y por lo tanto, son un gran campo de exploración.

Hipótesis

“Hay caracteres del esqueleto apendicular de los Dasypodidae con valor filogenético”

“Los principales eventos cladogenéticos en los Dasypodidae se ven reflejados en sus carpos y tarsos”

“Heterocronías son las responsables de los cambios de esos carpos y tarsos”

Objetivos

Primario,

Estudiar el desarrollo ontogenético comparado del esqueleto apendicular de Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra), a fin de comprender la evolución y cladogénesis de la familia, identificando heterocronías en el desarrollo que puedan ser analizadas en un contexto filogenético.

Secundarios,

1. Estudiar el desarrollo ontogenético comparado del esqueleto apendicular (en especial carpos y tarsos), en Dasypodinae y Euphractinae.
2. Estudiar el desarrollo de estructuras homólogas en otros xenartros no Dasypodidae.
3. Estudiar la morfología comparada de carpos y tarsos de las especies actuales e interpretar adecuadamente sus homologías en base a estudios embriológicos.

4. Definir modelos morfológicos en base a datos embriológicos para Dasypodidae.
5. Estudiar el material homólogo de taxones extinguidos sin representantes actuales de Dasypodinae (e.g. Stegotheriini) y Euphractinae (e.g. Eutatini).
6. Identificar posibles heterocronías en el desarrollo y analizarlas en el contexto temporal de diversificación de los principales clados.
7. Seleccionar caracteres para análisis filogenéticos combinados con otras fuentes de datos (e.g. moleculares y morfológicos)
8. Comparar con otros terios y evaluar sus relaciones filogenéticas.

Cabe aclarar que en este trabajo se hizo hincapié en la descripción anatómica y embriológica de la región autopodial del esqueleto apendicular debido a que las relaciones entre los elementos esqueléticos son variables entre los grupos. Contrariamente, en las partes más proximales del miembro (estilopodio y zeugopodio) las alternativas de contacto disminuyen y son esencialmente las mismas, la cintura se conecta al húmero/fémur, y éste lo hace con el radio, ulna/tibia, fíbula, respectivamente.

Capítulo II

El esqueleto en adultos y en fetos durante el período preosteogénico

1. ANTECEDENTES

Los estudios comparativos referidos al esqueleto apendicular de Dasypodidae, en particular los autopodios, son escasos. Si bien Yalden (1966) en su tesis de doctorado realiza un breve análisis comparativo a nivel morfológico-funcional de los carpos en relación con los hábitos de vida de diferentes especies de xenartros (7 especies), sólo una es un dasipódido, *Priodontes maximus*. Schulthess (1919) analiza los autopodios de varias especies de armadillos, abarcando todos los géneros actuales y algunos fósiles, sin embargo sus descripciones no se enmarcan en un contexto funcional o filogenético. Trabajos más recientes se focalizan en la interpretación funcional de un hueso particular, generalmente de los segmentos proximales y medios de los miembros (e.g. Vizcaíno et al., 1999; Vizcaíno y Milne, 2002; Milne et al., 2009, 2011), excluyendo los autopodios por completo. En todos los casos los especímenes utilizados correspondieron a estadios adultos o subadultos, ignorando las etapas más tempranas del desarrollo. Considerando que el análisis de la ontogenia provee información necesaria para proponer homologías (Shubin, 1994), el estudio de etapas del desarrollo previas a la adultez es importante. Además, la interpretación correcta de caracteres potencialmente diagnósticos también necesita de la información que proviene de su ontogenia. Así, por ejemplo la presencia de un quinto dedo

manual únicamente en *Dasypus (Hyperoambon) kappleri* (Wetzel y Mondolfi, 1979), un carácter diagnóstico del subgénero, ha sido recientemente puesta en duda a partir del estudio de ejemplares juveniles de otras especies del género (Schulthess, 1919; Costa y Vizcaíno, 2010). Cuando nos referimos en particular a etapas prenatales, previas a la osificación del esqueleto, el panorama se torna cada vez más pobre, ya que más allá de las contribuciones que se realizaron referidas a *Dasypus*, como las de Fernández (1915), y Newman y Patterson (1906) a principios del siglo XX, no existen trabajos comparativos sobre esta temática. De hecho, los estudios han estado focalizados esencialmente en la interpretación del mecanismo de poliembrionía específica, característico de las especies de este género, donde las hembras siempre dan a luz gemelos monocigóticos, cuyo número varía según la especie. Las etapas analizadas por Fernández (1915) en *Dasypus hybridus* son previas a la conformación del esqueleto cartilaginoso del autopodio, y solo menciona la aparición progresiva de los cartílagos correspondientes al húmero, radio y ulna.

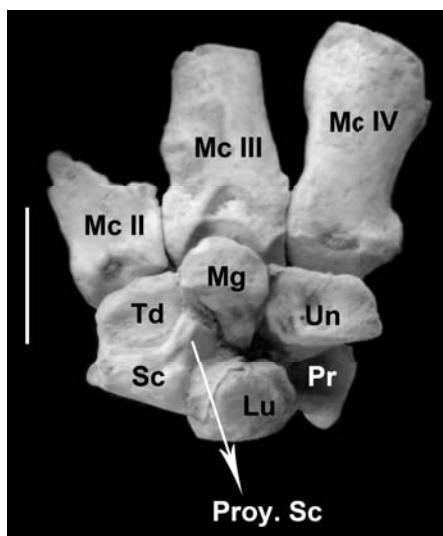
En este capítulo se caracterizan los autopodios adultos en los diferentes grupos de armadillos actuales en un marco filogenético, y se contrasta su morfología con estadios previos al comienzo de la osificación esquelética, en una aproximación no realizada previamente.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Preparación de ejemplares subadultos/adultos

Se estudiaron los elementos esqueléticos del aparato locomotor de 62 especímenes adultos y subadultos, correspondientes a todos los géneros

actuales de armadillos (Tabla II.1), excepto *Calyptophractus*. La jerarquía sistemática de los Dasypodidae actuales sigue la de McKenna y Bell (1997), por ser clásica y ampliamente aceptada. Se agregaron al estudio los taxones extinguidos †*Stegotherium*, †*Proeutatus*, †*Prozaedyus*, †*Peltephilus* y †*Propalaeohoplophorus*; cuyas descripciones y esquemas se obtuvieron de Scott (1903-1905), Schulthess (1919) y de materiales originales; en el caso de †*Stegotherium*, también se estudió material procedente de Gran Barranca, Chubut, Argentina, Edad Mamífero Colhuehuapense (Mioceno temprano, ca. 19.0 Ma), que consistió en parte de una mano parcialmente articulada cuyos elementos incluyen el escafoides, el lunar, parte del piramidal, el trapezoide, el magno, el unciforme y los tres metacarpales



centrales (Figura II.1 y Tabla II.1).

Figura II.1. Región del carpo y metacarpo izquierdos de †*Stegotherium* (AR-97-202). Vista dorsal. En el fósil el piramidal (Pr) se encuentra desplazado de su posición normal. Escala=10mm.

Referencias: los números romanos indican el dedo correspondiente. Lu = Lunar, Mc = Metacarpal, Mg = Magno, Pr = Piramidal, Proy. = Proyección, Sc = Escafoides, Td = Trapezoide.

Entre los Dasypodidae actuales se consideraron ejemplares adultos a aquellos que presentaban el largo total del cráneo dentro del rango propuesto por Wetzel (1985a) para cada especie y las epífisis correspondientes a los metacarpales parcial o totalmente cerradas, mientras que se consideraron subadultos todos aquellos en los que el largo total del cráneo también estaba comprendido en el rango pero las epífisis de los metacarpales no se encontraban fusionadas en ningún punto.

Taxón		Identificación
Euphractinae		
Euphractini	<i>Chaetophractus villosus</i>	AAC-108; AAC-47; AAC-10; AAC-48; AAC-127; AAC-128; AAC-29; AAC-31; AAC-10; AAC-49; AAC-140; AAC-107; AAC-104; AAC-121; AAC-123; AAC-115; AAC-56; AAC-172; AAC-173; MLP-1988; MLP-1983; MLP-1989; MLP-1992; MLP-831; MLP-785; MLP-819; MLP-911; MLP-1922; MLP-30.XII.02.69; MLP-766; MLP-918; MLP-29.IV.99.4; MLP-795; MLP-860
	<i>Chaetophractus vellerosus</i>	AAC-134; AAC-164; AAC-142; MLP-16.V.00.7; MLP-1881
	<i>Euphractus sexcinctus</i>	MLP-4.VIII.98.2; MLP-1180; MLP-27.VIII.02.4
	<i>Zaedyus pichiy</i>	AAC-35; MLP-889; MLP-1210; MLP-767; MLP-9.XII.02.10; MLP-1209
	<i>Chlamyphorus truncatus</i>	AAC-2; AAC-27; MLP-7.V.10.9
Dasypodinae		
Stegotheriini	† <i>Stegotherium</i> sp.	AR-97-202
Dasypodini	<i>Dasypus novemcinctus</i>	AAC-133; MLP-1.I.03.73; MLP-1.I.03.72
	<i>Dasypus hybridus</i>	AAC-129; AAC-125; MLP-1.I.03.65; MLP-1.I.03.69
Tolypeutinae		
Tolypeutini	<i>Tolypeutes matacus</i>	AAC-13; MLP-8.X.02.16
Priodontini	<i>Priodontes maximus</i>	MLP-1218
	<i>Cabassous chacoensis</i>	AAC-60

Tabla II.1. Ejemplares adultos utilizados en el estudio de los autopodios de Dasypodidae.

2.2. Terminología

En 1864 Gegenbaur sienta las bases de una terminología generalizada para designar los elementos esqueléticos del carpo y tarso de los vertebrados. A partir de ella, surgen diferentes criterios, que no se discutirán en este estudio, para homologar esos elementos a los encontrados en los distintos grupos de mamíferos. En la Tabla II.2 se resumen las homologías planteadas para los elementos de ambas regiones y la terminología para designarlos (Flower, 1885; Scott, 1903-1905; Romer, 1949; Lewis, 1964). Para la descripción de los elementos óseos del carpo y tarso se adoptó la terminología de la última

columna de la tabla en base a las diferentes propuestas encontradas en la bibliografía (Flower, 1885; Scott, 1903-1905; Romer, 1949; Lewis, 1964). Se siguió la terminología encontrada en Scott (1903-1905), aunque se tuvieron en cuenta los criterios de otros autores en la interpretación de los datos aportados por la bibliografía. La propuesta de Scott (1903-1905) resulta ser la más clara, ya que por un lado es similar a la que considera Flower (1885) para mamíferos, frecuentemente utilizada en trabajos de morfología y desarrollo, aunque modifica los nombres que son similares entre regiones (e.g., cuneiforme del carpo y cuneiformes del tarso). De esta manera, se evitan confusiones que pudieran entorpecer la comprensión y análisis del trabajo.

	Terminología general Gegenbaur 1864	Anatomía mamaliana Flower 1885	Anatomía humana Flower 1885	Scott 1903-1905	Romer 1949	Lewis 1964	Este estudio
Carpo	Pisiforme	Pisiforme	Pisiforme	Pisiforme	Similar a Flower (1885)	---	Pisiforme
	Radial	Escafoides	Navicular	Escafoides	Similar a Flower (1885)	---	Escafoides
	Intermedio	Lunar	Semilunar, Lunatum	Lunar	Similar a Flower (1885)	---	Lunar
	Ulnar	Cuneiforme	Triquetrum, Piramidal	Piramidal	Similar a Flower (1885)	---	Piramidal
	Central	Central	Intermedium	Central	Similar a Flower (1885)	---	Central
	Carpal 1	Trapezio	Multiangulatum majus	Trapezio	Similar a Flower (1885)	---	Trapezio
	Carpal 2	Trapezoide	Multangulatum minus	Trapezoide	Similar a Flower (1885)	---	Trapezoide
	Carpal 3	Magno	Capitatum	Magno	Similar a Flower (1885)	---	Magno
	Carpal 4	Unciforme	Hamatum, Uncinatum	Unciforme	Similar a Flower (1885)	---	Unciforme
Tarso	Carpal 5				Similar a Flower (1885)	---	
	Intermedio	Astrágalo	Talus	Astrágalo	Astrágalo	Talus	Astrágalo
	Tibial				---	Navicular	Navicular
	Central	Navicular	Escafoides	Navicular	Navicular		
	Fibular	Calcáneo	Os calcis	Calcáneo	Calcáneo	Calcáneo	Calcáneo
	Tarsal 1	Cuneiforme interno	Entocuneiforme	Entocuneiforme	Cuneiforme interno	Cuneiforme medial	Entocuneiforme
	Tarsal 2	Cuneiforme medio	Mesocuneiforme	Mesocuneiforme	Cuneiforme medio	Cuneiforme intermedio	Mesocuneiforme
	Tarsal 3	Cuneiforme externo	Ectocuneiforme	Ectocuneiforme	Cuneiforme externo	Cuneiforme lateral	Ectocuneiforme
	Tarsal 4						
	Tarsal 5	Cuboides	Cuboides	Cuboides	Cuboides	Cuboides	Cuboides

Tabla II.2. Terminología y homologías entre elementos de la región carpal y tarsal según diferentes autores. La última columna comprende la terminología que se utilizará en este estudio.

2.3. Mapeo de caracteres

A partir de las descripciones realizadas de los subadultos/adultos de Dasypodidae recientes, y del estudio de bibliografía referida a los taxones fósiles, se seleccionaron caracteres de las regiones carpal/tarsal y de metapodios que fueron mapeados en una filogenia preexistente utilizando el módulo *Parsimony Ancestral States* del programa Mesquite para análisis filogenéticos (Maddison y Maddison, 2010). Las relaciones entre los taxones siguen la propuesta filogenética de Gaudin y Wible (2006) debido a la exhaustividad del análisis, donde se consideran un gran número de caracteres y taxones (Figura II.2). El objetivo de este análisis fue indagar respecto a la estructura y relación entre elementos del autopodio en los distintos grupos de Dasypodidae, teniendo en cuenta: la asociación con el número de dedos y la dominancia del dedo III de la mano, y con los hábitos de vida fosorial o cursorial en cada taxón. Los hábitos de vida de los taxones estudiados fueron obtenidos a partir de los trabajos de Vizcaíno et al. (2006, 2011), Vizcaíno y Fariña (1997) para los cingulados santacrucenses y de Vizcaíno et al. (1999) para los actuales. Los géneros *Tolypeutes*, *Priodontes* y *Cabassous*, están caracterizados por poseer un dedo III muy robusto y con una gran garra, en comparación al resto de los dedos de la mano, (Wetzel, 1985b), por lo cuál se consideró esta característica como “dedo III dominante”. El resto de los taxones no presenta una robustez tan marcada de este dedo y por lo tanto no se lo consideró dominante.

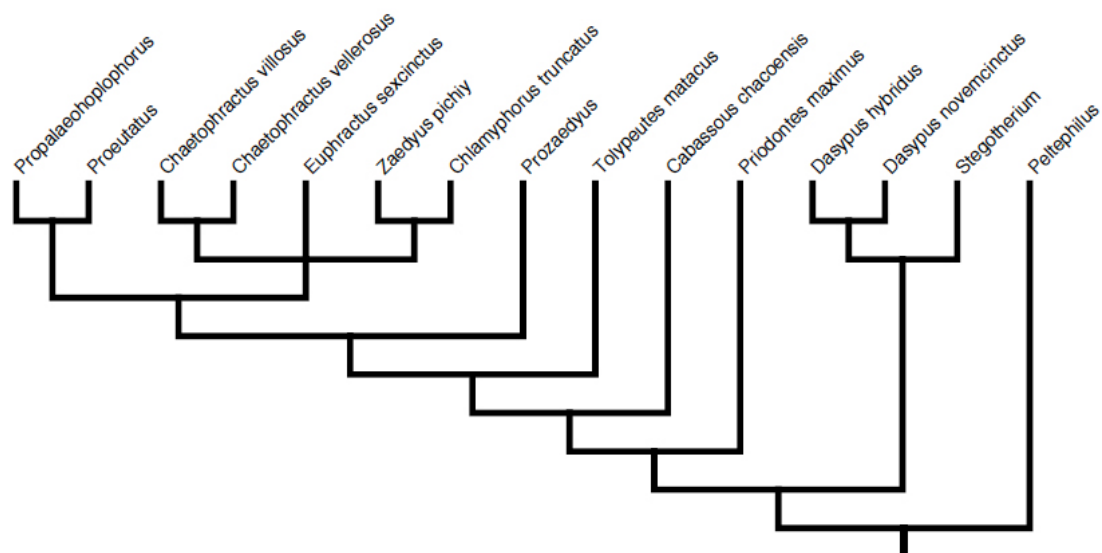


Figura II.2. Filogenia de referencia utilizada en el mapeo filogenético de caracteres, modificada de Gaudin y Wible (2006).

2.4. Técnicas histológicas y reconstrucción 3D

Se utilizaron los autopodios tanto anterior como posterior de 2 fetos, pertenecientes a *D. hybridus* y *C. villosus* (Tabla II.3). En ambos casos los fetos fueron fijados en formol al 5%. Luego se separaron los miembros anterior y posterior, se deshidrataron en alcoholes de concentración creciente hasta el absoluto, posteriormente se sumergieron en xilol, para remover el alcohol y permitir la dilución de la parafina, y finalmente se incluyeron en parafina.

Taxón	Identificación	Miembros Seccionados	Cantidad de cortes
<i>Dasypus hybridus</i>	PIMUZlab#2008.134	Anterior y posterior derechos	788
<i>Chaetophractus villosus</i>	PIMUZlab#2009.1013	Anterior y posterior izquierdos	1716

Tabla II.3. Fetos de Dasypodidae utilizados en la reconstrucción 3D.

Se realizaron un total de 2.504 cortes seriados de aproximadamente 6-8 micrómetros de espesor, utilizando un micrótopo con mecanismo de rotación Leica. Los cortes fueron teñidos mediante la técnica Azan-Domagk (Domagk,

1933; Prochel et al., 2004; Prochel, 2006). De esta manera se identificaron claramente los elementos cartilaginosos en el corte. Una vez preparada la serie de cortes, se tomaron fotografías digitales bajo lupa de cada uno de ellos y se generaron archivos de imagen. Luego, se ingresaron ordenadamente en el programa AMIRA® (Versión 5.4.0, 2011). Se seleccionaron los elementos cartilaginosos y se contornearon en cada imagen, para luego generar imágenes 3D (Sánchez-Villagra et al., 2002; Werneburg, 2011). Debido a la demanda de poder de rendimiento que exige la generación de imágenes 3D, se utilizó la mitad de los cortes histológicos, dejando de lado un corte por medio a lo largo de toda la serie, y sólo se obtuvieron reconstrucciones de las regiones carpal/tarsal y metacarpal/metatarsal, mientras que las características de importancia referidas a la región falangeal fueron obtenidas directamente de la serie histológica.

3. RESULTADOS

3.1. Descripción de los miembros del esqueleto adulto de Dasypodidae

3.1.1. Euphractinae (Figuras II.3, II.4)

Se describen detalladamente los ejemplares de *Chaetophractus villosus*, mientras que el resto de los taxones de Euphractinae serán comparados en referencia a esa descripción y de acuerdo a las diferencias que se observaron.

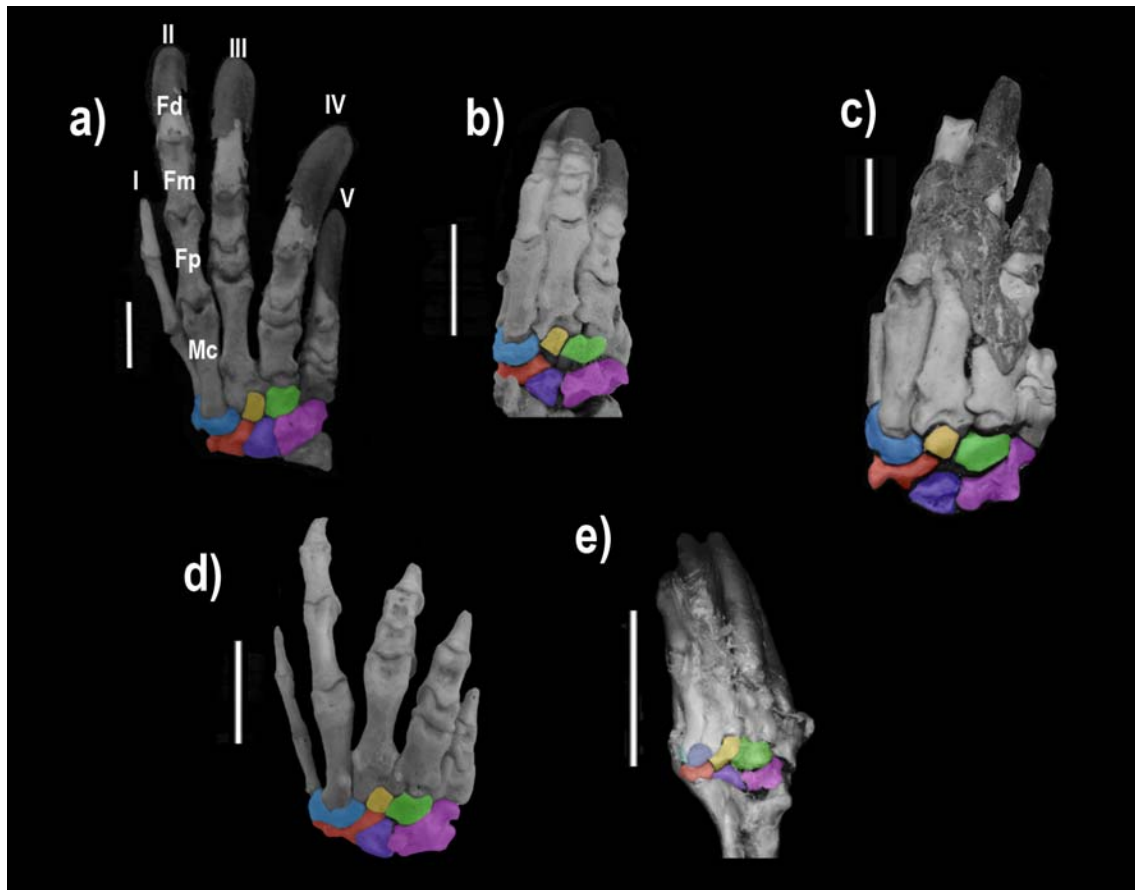


Figura II.3. Región del carpo y metacarpo en Euphractinae. a) Vista dorsal de la mano derecha de *Chaetophractus villosus*. b) Vista dorsal de la mano derecha de *C. vellerosus*. c) Vista dorsal de la mano derecha de *Euphractus sexcinctus*. d) Vista dorsal de la mano derecha de *Zaedyus pichiy*. e) Vista dorsal de la mano izquierda de *Chlamyphorus truncatus*, esta imagen se ha rotado especularmente con fines comparativos. Escala=10mm.

Referencias: **Colores:** Amarillo = Magno; Azul claro = Trapecio-trapezoide; Fucsia = Piramidal; Rojo = escafoides; Verde = Unciforme; Violeta = Lunar. **Abreviaturas:** Fd = Falange distal o ungueal; Fm = Falange media; Fp = Falange proximal; Mc = Metacarpal. Los números indican el rayo digital correspondiente.

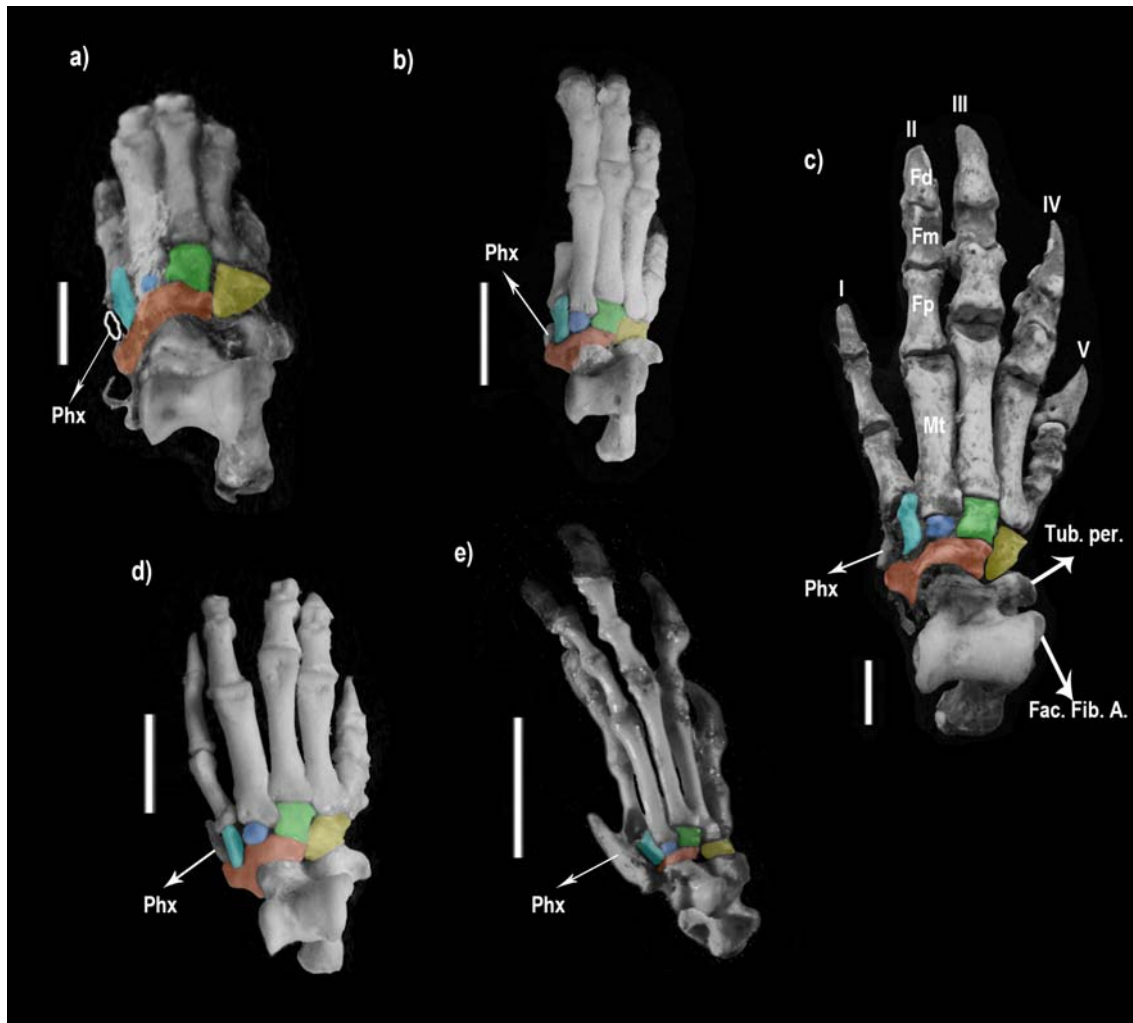


Figura 11.4. Región del tarso y metatarso de Euphractinae. a) Vista dorsal del pie derecho de *Chaetophractus villosus*; el prehallux fue esquematizado debido a que se encontraba desarticulado en el ejemplar. b) Vista dorsal del pie derecho de *C. vellerosus*. c) Vista dorsal del pie derecho de *Euphractus sexcinctus*. d) Vista dorsal del pie derecho de *Zaedyus pichiy*. e) Vista dorsal del pie derecho de *Chlamyphorus truncatus*. Escala=10mm.

Referencias: **Colores:** Amarillo = Cuboides; Anaranjado = Navicular; Azul = Mesocuneiforme; Celeste = Entocuneiforme; Verde = Ectocuneiforme. **Abreviaturas:** Fac. Fib. A. = Faceta para la fibula del astrágalo.; Fd = Falange distal o ungueal; Fm = Falange media; Fp = Falange proximal; Mt = Metatarsal; Tub. Per. = Tubérculo peroneal del calcáneo; Phx = Prehallux. Los números indican el rayo digital correspondiente.

Chaetophractus villosus Desmarest, 1804

- **Autopodio anterior** (Figura 11.3a)

Los elementos del carpo comprenden una serie proximal, que articula con el radio y la ulna, y una distal que lo hace con los metacarpales. La primera

representada, de medial a lateral, por el escafoides, el lunar, el piramidal y el pisiforme, este último palmar a los demás, articulando tanto con el piramidal como con la ulna. La serie distal con tres elementos que resultan de los cuatro propios de los mamíferos, desde medial a lateral: el trapecio y trapezoide fusionados (trapecio-trapezoide de aquí en adelante), el magno y el unciforme. Distales a ellos se desarrollan los cinco metacarpales, seguidos por las falanges de los dígitos cuya fórmula es la usual para mamíferos (2-3-3-3-3), aunque pueden observarse fusiones entre elementos. Los dedos terminan en garras, acuminadas y curvadas.

Carpales

En la serie proximal, el escafoides, el lunar y el piramidal forman un arco cóncavo hacia distal en vista dorsal. Las facetas proximales de los tres elementos forman una superficie convexa donde articulan el radio y la ulna. Distalmente, el **escafoides** articula con el trapecio-trapezoide por una gran faceta cóncava, mientras que se relaciona con el magno por una proyección látero-distal muy desarrollada, terminada en una faceta plana. En su cara palmar se desarrolla una pequeña faceta articular oval sobre la cual desliza el hueso palmar. El **lunar** también articula distalmente con el magno, y con el unciforme, por dos facetas cóncavas angostas, con el eje mayor en sentido dorso-palmar. En la cara palmar se desarrolla una gran superficie de contorno subtriangular donde articula el hueso palmar. La cara proximal lleva la faceta convexa que articula con el radio y está separada ventralmente de la faceta del hueso palmar por un surco rugoso. El **piramidal** presenta una gran faceta cóncava sobre la que articula el unciforme, y lateral a ella, una cabeza roma

que contacta con el metacarpal V. En vista palmar presenta una faceta que articula con el pisiforme. Ventral a la serie proximal se encuentra el **pisiforme**, que articula con el piramidal y la ulna, y presenta una proyección bien desarrollada con una faceta interna lisa donde articula el hueso palmar, y en su cara externa una superficie rugosa, de inserción tendinosa.

La serie distal de carpales (trapezio-trapezoide, magno y unciforme) forma una superficie proximal convexa que acompaña en parte el arco formado por la serie proximal, ya que la continuidad se ve interrumpida por la proyección del escafoides que contacta con el magno. Además, se encuentra desplazada hacia medial respecto de la serie proximal, de manera tal que el metacarpal V articula con el unciforme por una pequeña faceta, mientras que la mayor parte articula con el piramidal. Del lado medial, la porción del trapezio-trapezoide que correspondería al trapezio (se ve individualizado el elemento en el ejemplar AAC-29), se orienta subverticalmente y se adelanta de forma tal que articula lateralmente con el metacarpal II. Proximalmente el **trapezio-trapezoide** articula con el escafoides a través de una faceta convexa, mientras que distalmente articula ampliamente con los metacarpales I y II, y por una faceta bien definida con el metacarpal III. El **magno** es romboidal en vista dorsal, y articula distalmente con el metacarpal III por una faceta cóncava en sentido dorso-palmar. El **unciforme** articula, por una faceta cóncava, principalmente con el metacarpal IV, y en menor medida con los metacarpales III y V.

En cuanto a la relación de los carpales: el **escafoides** articula proximalmente con el radio, lateralmente con el lunar y distalmente con el trapezio-trapezoide y el magno. El **lunar** articula proximalmente con el radio, medialmente con el escafoides, lateralmente con el piramidal y distalmente con

el magno y el unciforme. El **piramidal** articula proximalmente con la ulna, medialmente con el lunar, distalmente con el unciforme y, mediante un cóndilo bien diferenciado, con el metacarpal V, y palmarmente con el **pisiforme**, que también se relaciona a la ulna. El **trapezio-trapezoide** articula proximal y lateralmente con el escafoides, y distalmente con los metacarpales I, II y con una pequeña prolongación del metacarpal III. El **magno** articula proximalmente con el escafoides y el lunar, medialmente con una prolongación del metacarpal III que lo separa del trapezio-trapezoide, lateralmente con el unciforme y distalmente con el metacarpal III. El **unciforme** articula proximalmente con el lunar y el piramidal, medialmente con el magno, látero-distalmente con una prolongación del metacarpal V, y distalmente con una pequeña faceta del metacarpal III y, principalmente, con el metacarpal IV.

Metacarpales

Presentan dos extremos con áreas articulares, uno proximal y otro distal. El extremo proximal contacta con elementos del carpo y con otros metacarpales, en general presenta superficies más complejas. El extremo distal articula con la falange proximal del dedo correspondiente, presentando una faceta troclear bien marcada, especialmente en los dedos centrales más desarrollados. En vista palmar, los extremos distales de los metacarpales I, II y III, presentan facetas redondeadas pares donde articulan con los sesamoideos.

El **metacarpal I** es muy grácil, el extremo proximal, que contacta con el trapezio-trapezoide, es suavemente convexo y alargado en sentido dorso-palmar; el extremo distal también es convexo y articula distalmente con la falange proximal y palmarmente con dos sesamoideos pares.

El **metacarpal II** es más largo y robusto que el anterior. Contacta proximalmente con el trapecio-trapezoide y lateralmente con el tercer metacarpal. Hacia distal se ensancha, y termina en una tróclea muy marcada, donde articula la falange proximal.

El **metacarpal III** es el más largo y robusto, y presenta la porción proximal más compleja. La faceta proximal es convexa verticalmente y de contorno subtriangular en vista proximal; en vista dorsal tiene forma de “V”, con el ápice hacia distal, de manera tal que en la concavidad articula el magno y en los dos extremos de la “V” contactan el trapecio-trapezoide y el unciforme, medial y lateralmente respectivamente. En la superficie lateral de la porción proximal articula el metacarpal IV, a través de una concavidad muy marcada que en vista dorsal forma un ángulo recto.

El **metacarpal IV** es corto y robusto; la porción proximal articula con el unciforme por una superficie alargada dorso-palmarmente y levemente convexa y con el metacarpal III por medio de una cuña que forma un ángulo prácticamente recto en vista dorsal. Lateralmente articula con el metacarpal V.

El **metacarpal V** es corto y deprimido, con el lado medial más largo que el lateral. En su extremo proximal presenta una faceta alargada en sentido látero-medial que articula con el piramidal. Medial a esta superficie hay una pequeña faceta redondeada orientada próximo-dorsalmente que articula con el unciforme. En la superficie medial se encuentra la faceta que articula con el metacarpal IV. La faceta que articula con la falange proximal es troclear en su porción dorsal y asimétrica medialmente.

Falanges

Las facetas proximales de las falanges proximales y medias son en general marcadamente cóncavas en sentido dorso-palmar, excepto la del dedo I, que es casi plana. El extremo distal de cada una lleva una tróclea bien desarrollada. En el caso de las falanges ungueales las facetas proximales son marcadamente cóncavas, presentando en el borde dorsal una proyección anterior que se desplaza sobre la depresión troclear de la falange anterior. Algunas falanges intermedias y proximales, como las de los dedos II y III, también presentan una proyección equivalente, que parece impedir la hiperextensión.

El **dedo I** tiene dos falanges gráciles y pequeñas. El **dedo II** presenta las falanges proximal y media de mayor longitud y similares entre si; la falange ungueal es robusta, curvada y comprimida medio-lateralmente, formando una garra. El **dedo III** es más corto que el II, debido al acortamiento de las falanges proximal y media, y las falanges van aumentando de longitud hacia distal; la falange que forma la garra es similar en forma, aunque algo mayor que la del dedo II. El **dedo IV** tiene la falange proximal muy corta, mientras que la falange media es similar a la del dedo III; la fusión entre ambas falanges puede o no estar presente. La falange ungueal está bien desarrollada. El **dedo V** es bastante más corto que el IV y las falanges proximal y media se encuentran frecuentemente fusionadas.

Hueso palmar

Es un elemento muy grande, que ocupa prácticamente toda la región palmar del carpo (Figura II.5a). Su forma es subpiramidal, con la base elongada

medio-lateralmente, perpendicular al eje de la mano y el vértice hacia distal. La base es excavada para la inserción del tendón flexor común, inserción que se extiende sobre la superficie dorsal. La superficie dorsal presenta una faceta articular continua con forma de medialuna, con sus dos extremos hacia proximal. El brazo más lateral es fuertemente convexo y alargado próximo-distalmente, de forma tal que hay dos caras, una orientada hacia lateral, que articula con el pisiforme, y otra que se orienta hacia medial, que articula con el lunar. El brazo medial es esencialmente plano y articula con el escafoides. Distalmente, el hueso palmar presenta tres protuberancias donde se insertan los tendones que se dirigen a los tres dedos del medio. La superficie ventral es rugosa y esencialmente plana.

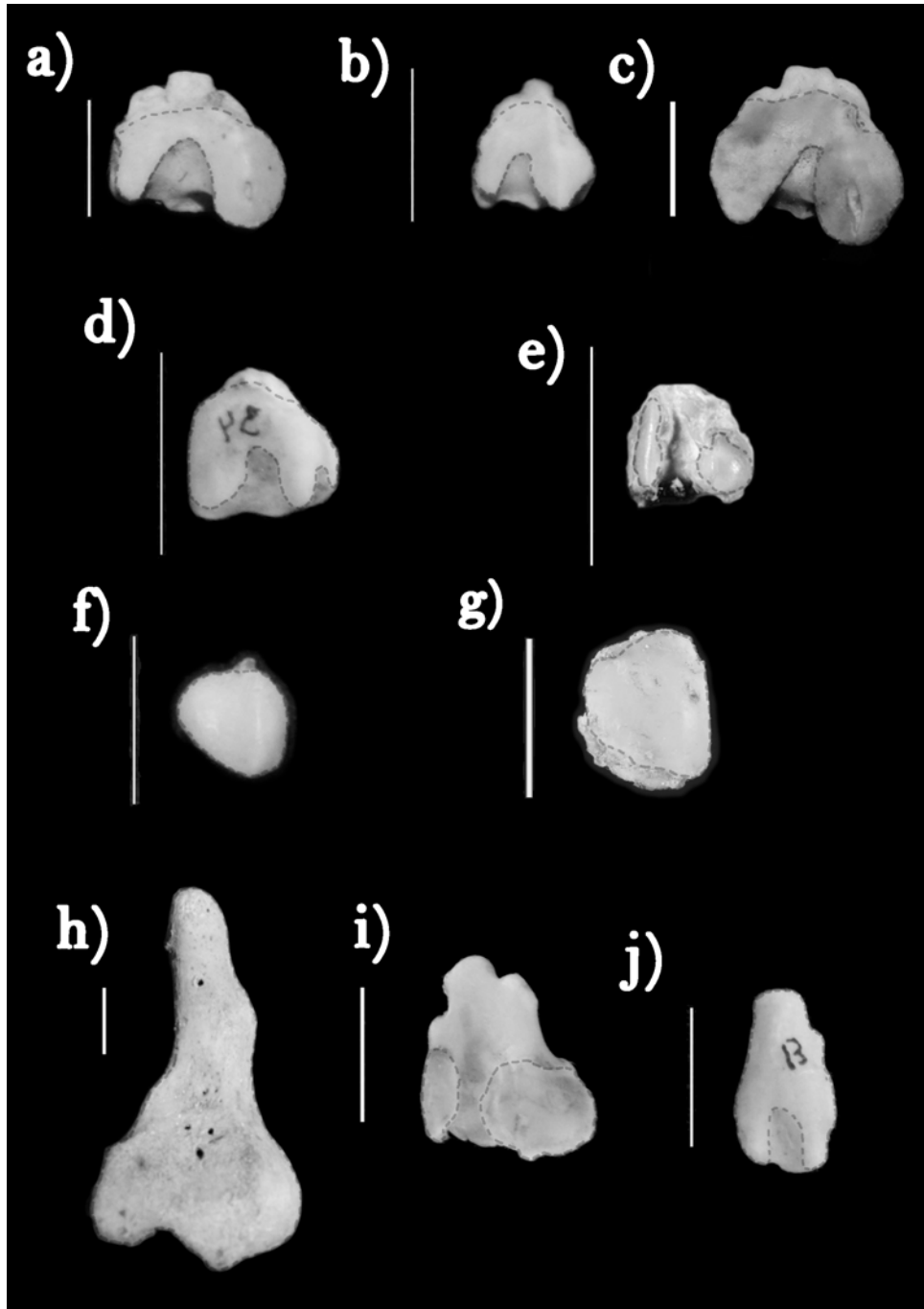


Figura II.5. Vista dorsal de los huesos palmares derechos de Dasypodidae.

a) *C. villosus* (AAC-47). b) *C. vellerosus* (AAC-142). c) *E. sexcinctus* (MLP-27.VIII.02.4). d) *Z. pichiy* (AAC-34). e) *C. truncatus* (AAC-2). f) *D. hybridus* (AAC-125). g) *D. novemcinctus* (MLP-1.I.03.72). h) *P. maximus* (MLP-1218). i) *C. chacoensis* (AAC-60). j) *T. matacus* (AAC-13). Las imágenes de *C. villosus*, *Z. pichiy*, *C. truncatus*, *D. hybridus* y *T. matacus* fueron rotadas especularmente con fines comparativos. Las líneas grises punteadas encierran las facetas sobre las que articula el carpo. Se orientan con la porción distal hacia arriba.

Sesamoideos y accesorios

Palmarmente, en los dedos I, II y III se desarrollan entre los metacarpales y falanges proximales pequeños sesamoideos nodulares y pares de los tendones flexores profundos (Figura II.6). En un espécimen se observó un pequeño sesamoideo en el dedo IV, también en una posición equivalente (ejemplar AAC-49). En todos los dedos se observaron sesamoideos entre las falanges ungueales y las inmediatamente anteriores, aunque impares y de contorno cuadrangular. Entre las falanges proximales y las medias se observa un sesamoideo, en algunos casos dos, en el dedo II.

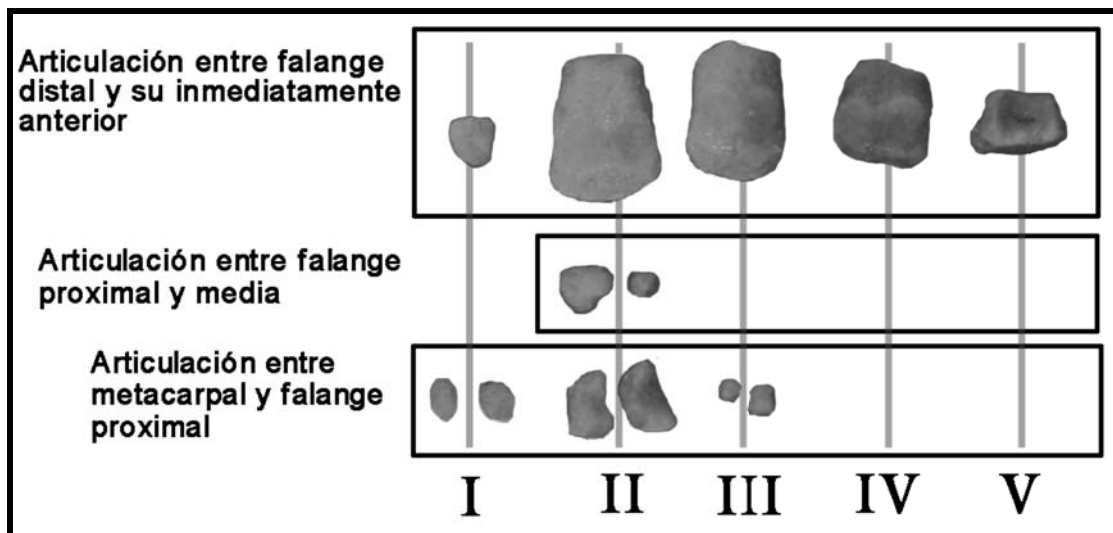


Figura II.6. Sesamoideos palmares de *C. villosus* (AAC-128), en vista dorsal. Los números romanos indican a qué dedo pertenece la columna de sesamoideos que se encuentra sobre cada uno.

Externamente a la zona de contacto entre el piramidal y el metacarpal V se desarrolla un pequeño **hueso accesorio** nodular.

- **Autopodio posterior** (Figura II.4a)

El pie es pentadáctilo. Los dedos II y III tienen un largo similar, y el eje anteroposterior que pasa por la depresión de la tróclea astragalar se continúa entre ellos, definiendo un pie de características “paraxónicas”.

Tarsales

Los elementos del tarso son siete: dos elementos proximales, ubicados uno encima del otro, el astrágalo y el calcáneo; un elemento central, el navicular, y cuatro elementos distales, el entocuneiforme (tarsal distal 1), el mesocuneiforme (tarsal distal 2), el ectocuneiforme (tarsal distal 3) y el cuboides (tarsal distal 4+5). Finalmente, medial al entocuneiforme, hay un elemento de origen sesamoideo, que correspondería a un prehallux. La fila distal de tarsales se encolumna respecto de los metatarsales, de forma tal que cada uno articula distalmente con un solo metatarsal, excepto el cuboides que articula con los dos más externos.

El **astrágalo** articula dorsalmente con la tibia-fíbula, ventralmente con el calcáneo y distalmente con el navicular (Figura II.7a,b). Es deprimido dorso-ventralmente y de contorno cuadrangular. La tróclea astragalar es levemente asimétrica, con la cresta externa más amplia que la interna (Figura II.7a), aunque ambas presentan alturas similares. Sobre el lado lateral de la cresta externa se desarrolla una faceta que en vista dorsal se ve como una saliencia hacia lateral, la faceta fibular del astrágalo, también llamada faceta para el maléolo externo (Ameghino, 1906). Debido a esta faceta, la tibia-fíbula sólo articula con el astrágalo (Figura II.7a). En vista medial se puede observar que la faceta tibial de la tróclea se continúa sobre la pared interna de la cresta interna. En vista posterior y dorsal de la tróclea puede observarse la presencia

de la impresión ligamentaria, ausente en un ejemplar (AAC-140). El cuello astragalar es ancho y sobre él cruza un surco profundo no articular en sentido medio-lateral. La cabeza astragalar es hemisférica y porta la faceta navicular; presenta en vista dorsal una protuberancia que limita posteriormente con el surco del cuello.

En vista plantar el astrágalo presenta las dos facetas que articulan con el calcáneo separadas por un surco interarticular (Cifelli, 1983), que se hace muy profundo posteriormente (Figura II.7b). La faceta sustentacular es subrectangular, y llega posteriormente hasta el puente (Ameghino, 1906). La faceta ectal es de mayor tamaño y fuertemente cóncava.

El **calcáneo** articula dorsalmente con el astrágalo, distalmente con el cuboides y plantarmente con el hueso plantar (Figura II.7e, f). El cuerpo tiene tres facetas. Las facetas sustentacular y ectal, que articulan con el astrágalo, son levemente asimétricas, la ectal es de mayor tamaño y marcadamente convexa. Ambas facetas están separadas por el *sulcus calcanei* (Gray, 1977), poco profundo y no articular. La superficie plantar del *sustentaculum* porta la faceta articular del hueso plantar. En vista distal la faceta del cuboides es subcuadrangular y levemente cóncava. Lateral a esta faceta se desarrolla hacia atrás el tubérculo peroneal (Cifelli 1983), de base francamente ancha. El borde medial de la faceta limita con una protuberancia rugosa de inserción ligamentaria que corre en dirección dorso-palmar. Por detrás del cuerpo, el *tuber calcanei* es relativamente largo, en el extremo posterior presenta un surco que corre hacia abajo y adelante donde se aloja el tendón del *peroneus longus*.

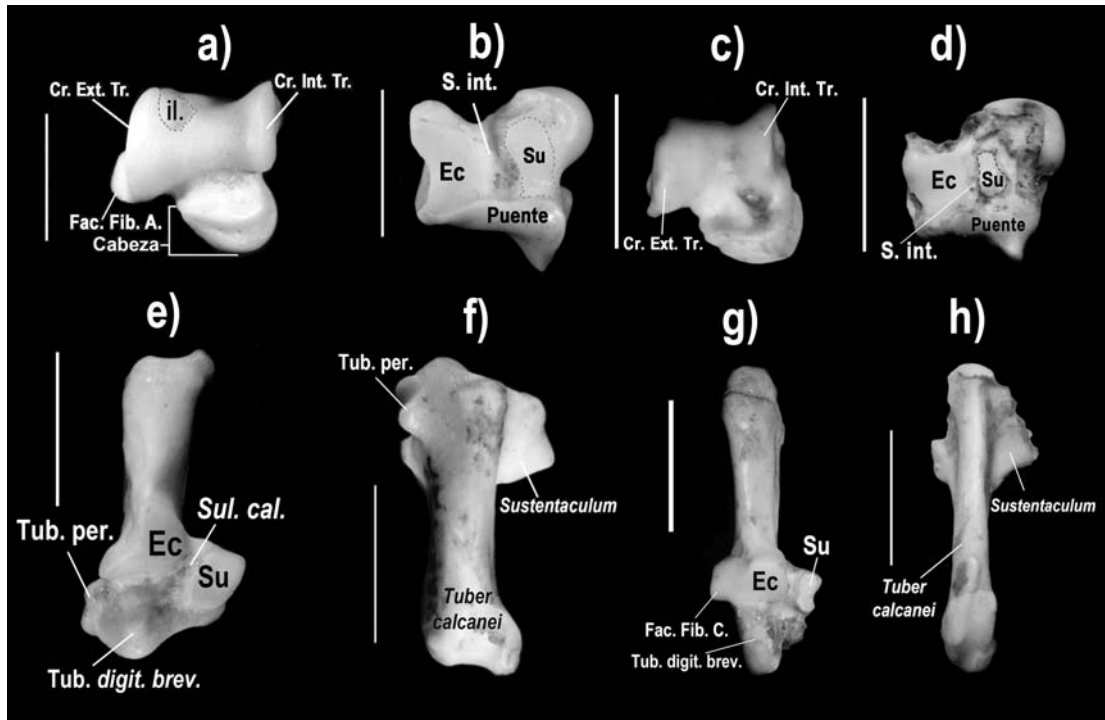


Figura 11.7. Astrágalos y Calcáneos derechos de *C. villosus* y *D. hybridus*. a) Astrágalo de *C. villosus* en vista dorsal. b) Astrágalo de *C. villosus* en vista plantar. c) Astrágalo de *D. hybridus* en vista dorsal. d) Astrágalo de *D. hybridus* en vista plantar. e) Calcáneo de *C. villosus* en vista dorsal. f) Calcáneo de *C. villosus* en vista plantar. g) Calcáneo de *D. hybridus* en vista dorsal. h) Calcáneo de *D. hybridus* en vista plantar. Escala=10mm. Las vistas dorsales se orientan con la porción distal hacia arriba, mientras que las vistas plantares lo hacen con la porción distal hacia abajo.

Referencias: Cr. Ext. Tr.= Cresta externa de la tróclea astragalar; Cr. Int. Tr.= Cresta interna de la tróclea astragalar; Ec= Faceta ectal; Fac. Fib. A.= Faceta para la fíbula del astrágalo; Fac. Fib. C.= Faceta para la fíbula del calcáneo; il.= impresión ligamentaria; S. Int.= Surco interarticular; Su= Faceta sustentacular; Tub. Digit. Brev.= Tuberosidad para el *digitorum brevis*; Tub. Per.= Tubérculo peroneal.

El **navicular** articula proximalmente con el astrágalo, lateralmente por una pequeña faceta, con el cuboides, y distalmente, desde medial a lateral, con el prehallux, ento-, meso- y ectocuneiformes. En vista plantar se observa la faceta del hueso plantar, que está elevada sobre el plano del cuerpo y elongada en sentido ántero-posterior. Lateral a ella, separada por un surco angosto, se sitúa la faceta del cuboides, que se curva suavemente hacia arriba de manera tal que forma un plano oblicuo. La faceta astragalar es fuertemente

cóncava, en correspondencia con la faceta de la cabeza del astrágalo. Las facetas que articulan con el ectocuneiforme y el mesocuneiforme son esencialmente simétricas, elongadas en sentido dorso-plantar. La faceta del entocuneiforme es elongada en sentido medio-lateral, y se hace más amplia del lado que contacta con la faceta del mesocuneiforme. Del lado medial la faceta termina en una protuberancia donde articula el prehallux.

El **cuboides** articula proximalmente con el calcáneo, medialmente con el navicular y el ectocuneiforme, distalmente con los metatarsales IV y V, y en su superficie ventral con el hueso plantar. En una vista posterior aparece la faceta del calcáneo, subcuadrada y convexa. Sobre la superficie medial se encuentra una faceta plana de contorno reniforme sobre la que articulan el navicular por detrás y el ectocuneiforme por delante. En vista anterior la faceta que se observa articula con los metatarsales del dedo IV y V; es de contorno subtriangular, con el ápice orientado hacia palmar y está limitada por debajo por un surco profundo. Ventralmente se observa una faceta amplia, plana y subcuadrada, donde articula el hueso plantar.

El **entocuneiforme** articula proximalmente con el navicular, lateralmente con el mesocuneiforme y el metatarsal II, y distalmente con el metatarsal I. Es aplanado en sentido medio-lateral y de contorno subcuadrado, con una escotadura anterior, sobre la que articula el metatarsal I. En la superficie medial, cerca del borde plantar, articula el prehallux. El **mesocuneiforme** es el tarsal de menor tamaño. Articula proximalmente con el navicular, medialmente con el entocuneiforme y distalmente con el metatarsal II; lateralmente contacta con el ectocuneiforme pero no forma una faceta. El **ectocuneiforme** presenta una faceta proximal que articula con el navicular. Distalmente hay una faceta

para el metatarsal III, mientras que los metatarsales II y IV contactan por carillas articulares de posición medial y lateral, respectivamente. Finalmente, en la superficie lateral se desarrolla además la faceta del cuboides, redondeada y plana.

Metatarsales

Presentan dos superficies de articulación, una proximal que articula con los elementos del tarso, de mayor complejidad y cuyas facetas se extienden en algunos casos hacia las superficies laterales, y una distal que articula con las falanges proximales.

El **metatarsal I** es relativamente corto; su extremo proximal lleva la faceta entocuneiforme, cuya superficie es convexa dorsoventralmente. Laterodorsalmente a ésta hay una pequeña faceta que contacta con el metatarsal II. En el extremo distal se desarrolla la faceta que articula con la falange proximal del dedo I, cuya morfología es típicamente troclear.

El **metatarsal II** es más largo y robusto. El extremo proximal articula con el mesocuneiforme, mediante una faceta de superficie subrectangular, elongada dorsoventralmente y levemente cóncava en sentido medio-lateral. Sobre la cara medial del extremo proximal se desarrollan una faceta que contacta con el entocuneiforme y, por delante, orientada hacia ventro-medial, la faceta que articula con el metatarsal I. Sobre la cara lateral de este extremo hay una faceta que contacta con el ectocuneiforme, por delante de ella se forma una concavidad sobre la que articula el metatarsal III. En el extremo distal del elemento la tróclea es bien marcada y está dividida por una cresta central.

El **metatarsal III** es el elemento más largo de la serie. En vista proximal, la faceta que articula con el ectocuneiforme, es similar a una “T”, y su superficie es esencialmente plana. Sobre la cara medial del extremo proximal hay una pequeña faceta redondeada que articula con una concavidad ubicada en el metatarsal II. En la cara lateral de este extremo hay una faceta redondeada y cóncava donde articula el metatarsal IV. El extremo distal de este metatarsal es similar al descrito para el metatarsal II.

El **metatarsal IV** es algo más corto y más grácil que el segundo. El extremo proximal presenta una faceta en forma de “T” en vista proximal que articula con el cuboides y es cóncava en sentido dorso-plantar. Esta faceta se continúa hacia delante, formando la faceta que contacta con el ectocuneiforme y la que contacta con el metatarsal III, por delante de la anterior. En la superficie lateral de este extremo se desarrolla una faceta fuertemente cóncava en sentido dorso-plantar donde articula el metatarsal V. El extremo distal es similar al del metatarsal descrito previamente.

El **metatarsal V** es muy corto y robusto. El lado medial de la diáfisis es el más largo, de manera tal que en vista dorsal presenta un contorno subtrapezoidal con la base mayor formando el borde medial y la menor el lateral. El extremo proximal presenta posteriormente una faceta levemente cóncava en sentido dorso-plantar, que articula con el cuboides. La superficie medial del extremo proximal está ocupada por la faceta que articula con el metatarsal IV, y es convexa en sentido dorso-plantar. En el extremo distal, la tróclea se modifica drásticamente de manera tal que se aplanan y se orientan oblicuamente. La cresta se reduce solo a una protuberancia central.

Falanges

La fórmula falangeal es 2-3-3-3-3 y no se observan fusiones entre elementos. Las falanges proximales disminuyen su longitud desde el dedo I al V, aunque las más robustas son las falanges de los dedos II y III. Presentan una superficie articular proximal cóncava de contorno bilobulado que articula con los respectivos metatarsales; la concavidad es más marcada en los dedos II y III. En el extremo distal de estas falanges se desarrolla una tróclea, más suave en los dos últimos dedos. Las falanges medias presentan la superficie proximal cóncava que encaja ajustadamente en la superficie distal de la falange anterior. Distalmente estas falanges presentan superficies trocleares que articulan con las concavidades de las falanges ungueales.

Las falanges que portan las garras son curvas y levemente comprimidas, y están más desarrolladas en los dedos II y III.

Hueso plantar

Es un elemento relativamente pequeño, esencialmente plano y de contorno elipsoidal, con el eje mayor orientado en sentido próximo-distal. En su cara plantar es rugoso, mientras que en la dorsal la superficie es lisa y sobre ella articulan el navicular, el cuboides y el calcáneo.

Sesamoideos y accesorios

En la parte ventral de las articulaciones metacarpo-falangeales se desarrollan pequeños huesos sesamoideos que se disponen de a pares por

debajo de la articulación y son más o menos esferoidales. Por debajo de la articulación entre la falange ungueal y su inmediatamente anterior también se desarrollan sesamoideos, pero éstos son impares, aplanados y de contorno subcuadrangular. El tamaño de los sesamoideos varía según el desarrollo del dedo, encontrándose los más grandes en los dedos centrales. El dedo cinco en algunos ejemplares carece de sesamoideos pares. Finalmente, internamente al entocuneiforme articula un prehallux aplanado y de contorno subrectangular.

Chaetophractus vellerosus Gray, 1865

- **Autopodio anterior** (Figura II.3b)

Los elementos del carpo son similares a los de *C. villosus* tanto en su forma como en su disposición, aunque los límites de las carillas están menos definidos. Hay diferencias manifiestas vinculadas al tamaño, ya que esta especie es mucho menor que *C. villosus*.

Los metacarpales al igual que los carpales recuerdan a los de *C. villosus*. En el caso de las falanges, se observa una fusión del elemento proximal del dedo III con el elemento medio, a diferencia de lo que ocurre en *C. villosus* que posee estos elementos siempre separados en los especímenes analizados. El resto de las fusiones son las mismas, entre falanges proximal y media de los dedos IV y V.

El hueso palmar (Figura II.5b) es de contorno similar al de *C. villosus*, al igual que su faceta de articulación. Los sesamoideos son los mismos que para *C. villosus*.

- **Autopodio posterior** (Figura II.4b)

El pie, también pentadáctilo, posee un eje funcional de sostén similar al de *C. villosus*.

Los elementos del tarso son siete: el astrágalo, el calcáneo, el navicular, el entocuneiforme, el mesocuneiforme, el ectocuneiforme y el cuboides. Su disposición es similar a la observada en *C. villosus*. Medial al entocuneiforme, hay un elemento de origen sesamoideo, que correspondería a un prehallux.

El **astrágalo** presenta algunas diferencias con el de *C. villosus*. La impresión ligamentaria de la tróclea es proporcionalmente menor y más superficial, y en algunos casos puede incluso estar ausente (ejemplares AAC-142, AAC-164). En el borde anterior de la tróclea de algunos especímenes se observa otra impresión ligamentaria que se continúa en el cuello astragalar. En algunos ejemplares, las facetas sustentacular y ectal son prácticamente contiguas, de manera que el surco interarticular se estrecha notablemente. La faceta sustentacular es subcircular y se encuentra separada del puente por una continuación posterior amplia del surco interarticular.

Las facetas ectal y sustentacular del **calcáneo** son contiguas posteriormente, a diferencia de lo que sucede en *C. villosus* donde ambas facetas están separadas por el *sulcus calcanei* en toda su extensión. El tubérculo peroneal se proyecta de manera tal que la base es más angosta que en *C. villosus*.

El **navicular** presenta las mismas facetas articulares que en *C. villosus*. En vista plantar, la faceta que articula con el hueso plantar está menos extendida en sentido próximo-distal que en *C. villosus*, y la separación entre

ella y la faceta del cuboides es más amplia. Además, esta última faceta se orienta en un plano oblicuo más pronunciado en relación a la faceta plantar.

El **cuboides**, **entocuneiforme**, **mesocuneiforme** y **ectocuneiforme** de esta especie son esencialmente idénticos en forma a los de *C. villosus*, a pesar de las diferencias de tamaño.

Los metatarsales son similares en tamaño relativo, desarrollo de facetas y forma a los de *C. villosus*.

Si bien también las falanges son similares en tamaño y forma a las de *C. villosus*, en *C. vellerosus* se puede ver que en los tres dedos de mayor tamaño las falanges proximales son proporcionalmente más largas.

El hueso plantar es algo más corto, al igual que su faceta navicular. El prehallux y los sesamoideos son de similares proporciones y forma que los de *C. villosus*.

Euphractus sexcinctus Linnaeus, 1758

- **Autopodio anterior** (Figura II.3c)

Presenta características similares a *C. villosus*, siendo en general de mayor tamaño. En un ejemplar se observó dorsalmente la línea de sutura entre el trapecio y trapezoide, sin embargo ambos elementos formaban una sola pieza en todos los especímenes. No se observaron fusiones entre las falanges. El hueso palmar (Figura II.5c), los sesamoideos y accesorios son similares a los de *C. villosus*.

- **Autopodio posterior** (Figura II.4c)

El **astrágalo**, si bien recuerda al de *C. villosus*, presenta la faceta sustentacular claramente separada del puente, como en *C. vellerosus*. El resto de los elementos del autopodio es similar a lo observado en *C. villosus*.

Zaedyus pichiy Desmarest, 1804

- **Autopodio anterior** (Figura II.3d)

El tamaño de la mano se corresponde con el de *C. vellerosus* y es mucho menor que el de *C. villosus*. Las regiones carpal y metacarpal son similares a la de *C. villosus* y *C. vellerosus*. Se aprecian diferencias en las relaciones entre falanges, ya que en *Z. pichiy* no se registran fusiones de elementos, al igual que en *E. sexcinctus*. Los sesamoideos y accesorios son los mismos que para *C. villosus* y *C. vellerosus*.

- **Autopodio posterior** (Figura II.4d)

El **calcáneo** es de tamaño proporcionalmente mayor que el de *C. vellerosus* y bastante menor que *C. villosus*. Sin embargo, la forma y disposición de las facetas articulares recuerda a las de *C. villosus*, a excepción del tubérculo peroneal, que se proyecta lateralmente como en *C. vellerosus*. El **astrágalo** es similar al de *C. vellerosus*, aunque también de mayor tamaño. En vista dorsal no presenta impresiones ligamentarias sobre la tróclea astragalar, y se puede observar la proyección externa de la faceta fibular. Ventralmente, las facetas para el calcáneo son similares a las de *C. vellerosus*, en cuanto se encuentran muy próximas y la faceta sustentacular no se continúa posteriormente con el puente. Así, el surco interarticular entre las facetas es

muy estrecho y se amplía posteriormente entre la faceta sustentacular y el puente. El **navicular** es similar al de *C. vellerosus*. El resto de los tarsales, metatarsales y falanges son semejantes en forma y proporciones a los de *C. villosus* y *C. vellerosus*. El hueso plantar, los sesamoideos y accesorio son los mismos que para el resto de los euphractinae descritos, y semejantes en morfología.

Chlamyphorus truncatus Harlan, 1825

- **Autopodio anterior** (Figura II.3e)

Los elementos que conforman la mano son los mismos que en *C. villosus*, aunque el trapecio y trapezoide se encuentran separados. Además, se produce un acortamiento importante de los metacarpales de los dedos III, IV y V, de manera tal que la distancia entre la articulación de los dedos y el carpo se reduce notablemente. El **escafoides** contacta ampliamente con el magno pero, a diferencia de lo observado en los eufractini, el elemento que se prolonga es el magno y no el escafoides. El **piramidal**, si bien no forma una cabeza de articulación en su relación con el metacarpal V, es también el principal elemento de la región carpal que contacta con él. El **pisiforme** es relativamente mayor y se proyecta notablemente. Las falanges proximal y media de los tres dedos más externos están fusionadas. El hueso palmar (Figura II.5e) es similar al de *C. villosus*, aunque la faceta articular se encuentra completamente dividida en dos facetas de sentido antero-posterior. Se registran los sesamoideos impares usuales en todos los dedos, mientras que no se observaron sesamoideos en las articulaciones metacarpo-falangeales.

- **Autopodio posterior** (Figura II.4e)

El pie de *C. truncatus* es proporcionalmente más largo, con los cinco dedos desarrollados y sin fusiones entre las falanges.

El **astrágalo** presenta una tróclea asimétrica, sin impresiones ligamentarias. La cabeza está bien desarrollada y se une al cuerpo por un cuello ancho. Las facetas sustentacular y ectal del calcáneo articulan ventralmente en una gran faceta astragalar única, cóncava en el lado correspondiente a la faceta ectal, y levemente convexa en el lado sustentacular. La parte correspondiente a la faceta ectal es contigua con el puente. El **calcáneo** es deprimido y se prolonga en un *tuber calcanei* de borde posterior amplio. Sobre el borde interno del *tuber* se proyecta un anillo en el cual deslizaría el tendón flexor común. El tubérculo peroneal está bien desarrollado, al igual que en los eufractinos. Las facetas ectal y sustentacular están unidas en una faceta articular única. Por delante, la faceta cuboidal es de contorno fungiforme y levemente cóncava en sentido dorso-plantar. El **navicular**, lleva internamente una proyección roma sobre la cual articula el prehallux, de gran desarrollo. El **cuboides** es acortado en sentido próximo-distal de manera que las facetas para el calcáneo y los metatarsales se encuentran muy próximas. La faceta calcaneal acompaña el contorno de su contraparte en el calcáneo, y es esencialmente plana. Los **cuneiformes** son similares a los de *C. villosus*.

El hueso plantar es simple, cónico y alargado en sentido próximo-distal, coincidente con el alongamiento general del pie. Los sesamoideos son pares en la articulación metacarpo-falangeal de todos los dedos, y entre la falange ungueal y su inmediatamente anterior se forman sesamoideos impares. El

prehallux es relativamente grande y comprimido en sentido medio-lateral; y articula proximalmente con la proyección del navicular.

3.1.2. Dasypodinae (Figuras II.8, II.9)

Dasypus hybridus Desmarest, 1804

- **Autopodio anterior** (Figura II.8a, b)

La región carpal comprende una serie proximal, que articula proximalmente con el radio y la ulna, y una distal que lleva los metacarpales. La primera está representada, de medial a lateral, por el escafoides, el lunar, el piramidal y el pisiforme. Este último se ubica ventral al resto, articulando con el piramidal y la ulna. La serie distal posee cuatro elementos, desde medial a lateral: el trapecio, trapezoide, magno y unciforme. Distales a ellos se desarrollan completamente cuatro metacarpales (de los dedos I al IV), seguidos por las falanges de los dígitos cuya fórmula es plesiomórfica para mamíferos (2-3-3-3). El quinto dedo está reducido a dos elementos nodulares. Los dedos completos terminan en garras, curvadas y comprimidas lateralmente.

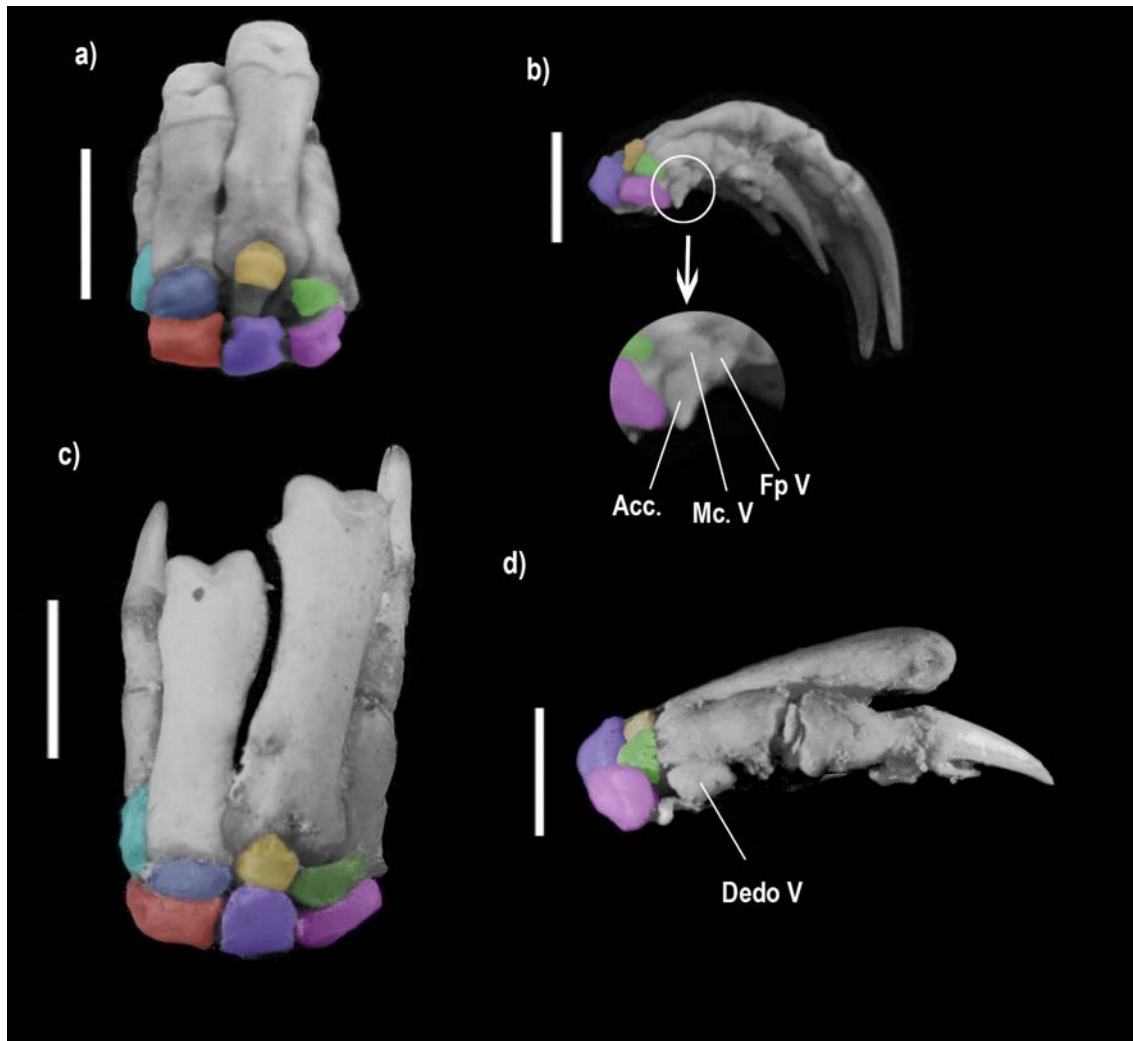


Figura II.8. Región del carpo y metacarpo en Dasypodinae. A) Vista dorsal de la mano derecha de *Dasypus hybridus*. B) Vista lateral de la mano derecha de *D. hybridus*. C) Vista dorsal de la mano derecha de *D. novemcinctus*. D) Vista lateral de la mano derecha de *D. novemcinctus*. Escala=10mm.

Referencias: Colores: Amarillo = Magno; Azul = Trapezoide; Celeste = Trapecio; Fucsia = Piramidal; Rojo = escafoides; Verde = Unciforme; Violeta = Lunar. **Abreviaturas:** Acc = Accesorio; Fp = Falange proximal; Mc = Metacarpal.

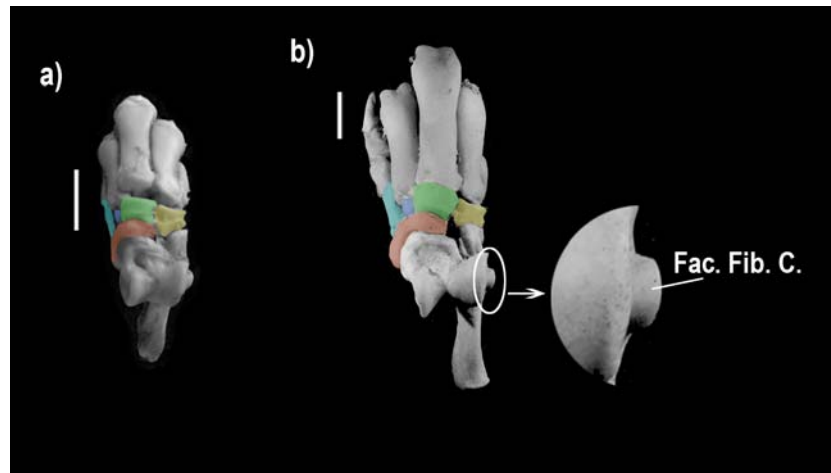


Figura II.9. Región del tarso y metatarso de Dasypodiane. A) Vista dorsal del pie derecho de *Dasypus hybridus*. B) Vista dorsal del pie derecho de *D. novemcinctus*. Escala=10mm.

Referencias: **Colores:** Amarillo = Cuboides; Anaranjado = Navicular; Azul = Mesocuneiforme; Celeste = Entocuneiforme; Verde = Ectocuneiforme. **Abreviaturas:** Fac. Fib. C. = Faceta para la fibula del calcáneo.

Carpales

Los tres carpales proximales (escafoides, lunar y piramidal) forman un arco mucho menos pronunciado que en los eufractinos, siendo su superficie más plana. Distalmente, el **escafoides** articula con el trapecio a través de una faceta cóncava subcuadrada, y con el trapezoide por medio de una pequeña faceta que se continúa lateralmente a la anterior. En su superficie ventral se desarrolla una pequeña faceta articular elipsoidal sobre la que desliza el hueso palmar. El **lunar** articula distalmente con el magno y el unciforme, por dos superficies angostas cóncavas, con el eje mayor en sentido dorso-palmar. Palmarmente se desarrolla una gran superficie de contorno subtriangular donde articula el hueso palmar, esta faceta se continúa proximalmente con la faceta para el radio. El **piramidal** presenta proximalmente una gran superficie cóncava sobre la que articula la ulna. Externamente a ella, una faceta contacta con un **hueso accesorio** y el vestigio del metacarpal V. En vista distal hay una faceta cóncava en sentido medio-lateral sobre la cual desliza el unciforme.

Palmarmente la faceta para el pisiforme es angosta y alargada en sentido medio-lateral. Ventral a los tres carpales proximales se encuentra el **pisiforme**, relativamente pequeño y con una proyección pobremente desarrollada, que articula con el piramidal y la ulna.

En la serie distal de carpales (trapecio, trapezoide, magno y unciforme) el **trapecio**, se orienta vertical y se adelanta de forma tal que articula lateralmente con el metacarpal II. Proximalmente articula con el escafoide, mientras que distalmente articula ampliamente con el metacarpal I, y contacta en el extremo distal ventral con un pequeño prepollex. El **trapezoide** articula distalmente con el metacarpal II, mientras que lateralmente lo hace con el magno. El **magno** articula proximalmente con el lunar por una faceta alargada en sentido dorso-ventral y cuyo relieve es de contorno sigmoideo; distalmente el magno sólo articula con el metacarpal III. El **unciforme** articula con el metacarpal IV principalmente, y contacta con los metacarpales III y V.

Metacarpales

El **metacarpal I** es el más corto y angosto, y sus dos extremos de articulación son de contorno suave; el extremo proximal, que contacta con el trapecio, es suavemente cóncavo y alargado en sentido dorso-palmar. El **metacarpal II** es largo; contacta proximalmente con el trapezoide, medialmente con el trapecio y lateralmente con el metacarpal III; hacia distal se ensancha y termina en una tróclea muy marcada, donde articula la falange proximal. El **metacarpal III** es el más largo y presenta la porción proximal más compleja. La faceta proximal es convexa y de contorno subtriangular, con el ápice hacia palmar; en vista dorsal tiene forma de “V”, con el ápice hacia distal, de manera

tal que en la concavidad articula el magno y en los dos extremos de la “V” contactan el metacarpal II y el unciforme, medial y lateralmente respectivamente. Lateralmente, en el extremo proximal, hay una protuberancia que articula en una concavidad del metacarpal IV. El **metacarpal IV** es corto y robusto; la porción proximal articula con el unciforme, por una superficie alargada dorso-palmarmente y levemente convexa, con el metacarpal III por una concavidad, y con el metacarpal V lateralmente. El **metacarpal V** está reducido a una estructura nodular que se apoya en el metacarpal IV y contacta proximalmente con el unciforme y ventralmente con el hueso accesorio. Distal a éste se observa un elemento muy reducido, nodular, que correspondería a la falange proximal del dedo V.

Falanges

Los dedos uno a cuatro tienen las falanges usuales (2-3-3-3), mientras que el quinto dedo está representado por un pequeño hueso nodular que correspondería sólo a la falange proximal. No se observan fusiones entre elementos.

Hueso palmar (Figura II.5f)

Este elemento es deprimido, subtriangular y de bordes redondeados. Articula con el escafoides, el lunar y el pisiforme; principalmente con estos dos últimos. La superficie articular presenta dos relieves que corren en sentido próximo-distal, y una depresión central. Sobre la depresión corre la articulación del lunar, mientras que las laderas externas de las elevaciones se relacionan

con el lunar y el pisiforme. La inserción del tendón flexor común sólo se observa en la cara proximal.

Sesamoideos y accesorios

Hay sesamoideos palmares pares asociados a la articulación metacarpo-falangeal de los dedos II y III, mientras que los cuatro dedos desarrollados tienen un sesamoideo impar asociado a la articulación de la falange ungueal con su inmediatamente anterior. Además, hay un pequeño prepollex contactando el trapecio, y un hueso accesorio entre el metacarpal V reducido y el piramidal.

- **Autopodio posterior** (Figura II.9a)

El pie es angosto y pentadáctilo. El eje de sostén funcional pasa esencialmente por el dedo III, que se alinea con el mesocuneiforme, la cabeza astragalar y su tróclea.

Tarsales

La tróclea del **astrágalo** (Figuras II.7c, d) es asimétrica, porque la cresta externa es más amplia. Lateral a la cresta externa la faceta para el peroné no forma una repisa prominente, limitándose solamente a la pared lateral de la cresta. La pared medial de la cresta interna es enteramente rugosa. En vista plantar las facetas para el calcáneo son fuertemente asimétricas. La faceta sustentacular es de menor tamaño y no llega a contactar con el puente. La faceta ectal, fuertemente cóncava, está separada de la faceta sustentacular por un surco interarticular angosto. La cabeza del astrágalo es proporcionalmente

grande comparada con el cuerpo. El cuello presenta dorsalmente una concavidad profunda y rugosa que se continúa en una impresión ligamentaria que invade la tróclea tibial. La faceta navicular es convexa y corre sobre la cara distal y ventro-medial de la cabeza troclear.

El **calcáneo** es angosto (Figura II.7g, h), con el *tuber calcanei* bien desarrollado y comprimido en sentido medio-lateral. Presenta las facetas que articulan con el astrágalo muy asimétricas, en concordancia con el desarrollo de sus contrapartes en el astrágalo. Ambas facetas están separadas por el *sulcus calcanei*. Lateral a la faceta ectal, y como continuación de ella, se sitúa la faceta fibular, fuertemente convexa. Sobre la cara ventral del *sustentaculum* y la cara medial del cuerpo del calcáneo, aparece la faceta donde articula el hueso plantar, muy desarrollado. En vista lateral el tubérculo peroneal forma un relieve muy suave que no se proyecta. La faceta para el cuboides es fuertemente cóncava y elipsoidal, con el eje mayor orientado en sentido dorso-plantar.

Las facetas para el ecto y el mesocuneiformes del **navicular** son marcadamente asimétricas, siendo la primera de mayor tamaño. La superficie articular para el entocuneiforme se dispone casi perpendicular a las otras dos y se alarga hacia atrás. La faceta del cuboides es subcuadrada y esencialmente plana, separada de la faceta plantar por un surco que se estrecha en el medio. Esta última es alargada en sentido próximo-distal y no se encuentra elevada como en *C. villosus*.

Los **cuneiformes** son similares a los de *C. villosus*, aunque el mesocuneiforme es relativamente más corto. El **cuboides** presenta una faceta plantar muy desarrollada y subcircular.

Metatarsales

Los tres metatarsales centrales (II, III y IV) son los más desarrollados, siendo el III el más largo. Ventralmente a ellos, en el límite de articulación con las falanges proximales, se desarrollan pequeñas facetas pares para los sesamoideos. El primer metatarsal es corto y relativamente robusto cuando se compara con *C. villosus*. El metatarsal V es similar al primero aunque proporcionalmente más alargado.

Falanges

Las falanges proximales son cortas en relación a las falanges medias. Las ungueales son largas y levemente curvadas. Ventralmente, entre ellas y su inmediatamente anterior articulan los sesamoideos impares.

Hueso plantar

Es un elemento bien desarrollado, de contorno elipsoide, con el eje mayor en sentido próximo-distal. Dorsalmente presenta dos facetas que parten de una cresta central que corre en sentido próximo-distal, y caen hacia ambos lados. La ladera medial articula con el navicular y la lateral lo hace con el calcáneo y el cuboides.

Sesamoideos

Presenta sesamoideos plantares pares nodulares sobre las articulaciones entre el segundo al cuarto metatarsal con sus respectivas

falanges. Además, hay sesamoideos impares subcuadrados en la zona articular entre las falanges ungueales y las inmediatamente anteriores.

Dasypus novemcinctus Linnaeus, 1758

- **Autopodio anterior** (Figura II.8c, d)

Si bien el tamaño de la mano es bastante mayor que en *D. hybridus*, la forma y tamaño relativo de los carpales, metacarpales y falanges es similar. El número de falanges del dedo V es variable, entre uno (ejemplar MLP-1.I.03.72) y dos. El hueso palmar es similar al de *D. hybridus* (Figura II.5g).

- **Autopodio posterior** (Figura II.9b)

El **astrágalo** es similar al de *D. hybridus*, destacándose el gran tamaño proporcional de la cabeza astragalar, la ausencia de la prolongación de la faceta para la fibula y la asimetría de las facetas ectal y sustentacular, esta última es mucho menor. El resto de los tarsales también se asemejan a los de *D. hybridus*, al igual que las falanges, hueso plantar y sesamoideos. El eje de sostén funcional del pie también pasa esencialmente por el dedo III.

3.1.3. Tolypeutinae (Figuras II.10, II.11)

Priodontes maximus Kerr, 1792

- **Autopodio anterior** (Figura II.10a)

La mano de *Priodontes* presenta una región carpal corta en sentido próximo-distal, debido principalmente al acortamiento de la serie proximal. El predominio del dedo tres es muy notorio, ya que, a pesar de ser un poco más corto que el

dedo II, es mucho más robusto, similar a lo que ocurre en *Tolypeutes*. Si bien los cinco dedos se encuentran desarrollados, el quinto es proporcionalmente muy pequeño.

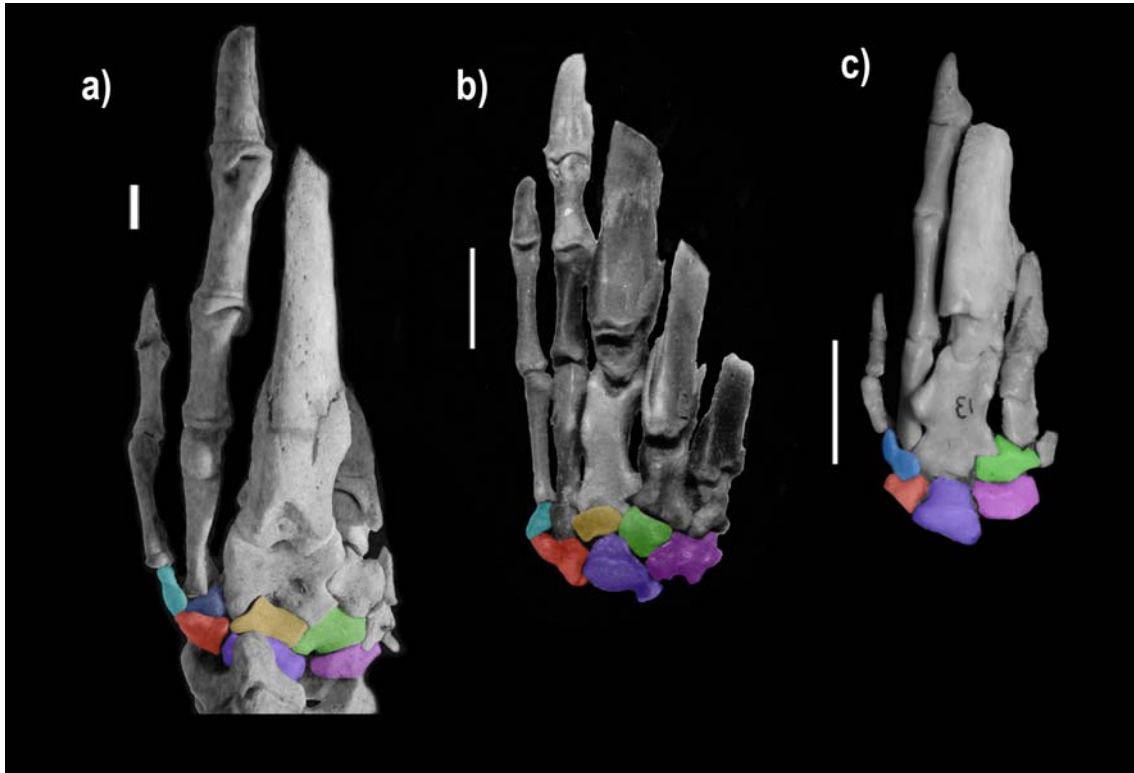


Figura II.10. Región del carpo y metacarpo derechos en Tolypeutinae. a) Vista dorsal de la mano de *Priodontes maximus*. b) Vista dorsal de la mano de *Cabassous chacoensis*. c) Vista dorsal de la mano de *Tolypeutes matacus*. Escala=10mm.

Referencias colores: Amarillo = Magno; Azul claro = Trapecio-trapezoide; Azul oscuro = Trapezoide; Celeste = Trapecio; Fucsia = Piramidal; Rojo = Escafoides; Verde = Unciforme; Violeta = Lunar.

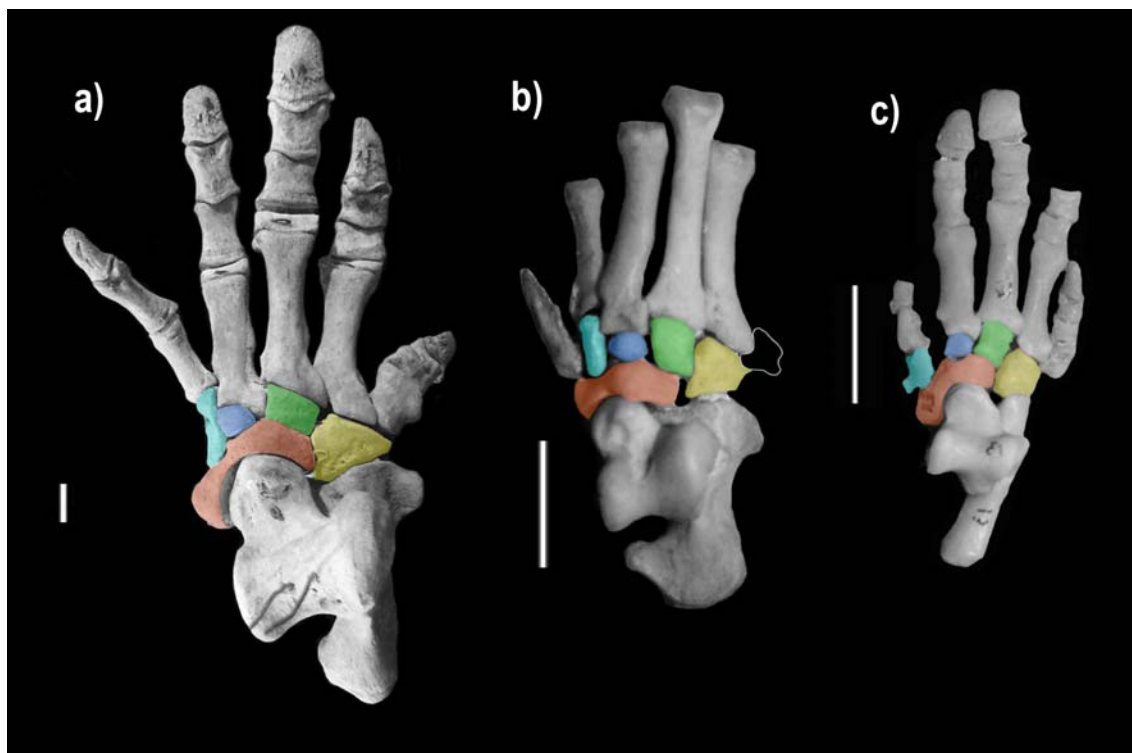


Figura II.11. Región del tarso y metatarso derechos de Tolyteutinae. a) Vista dorsal del pie de *Priodontes maximus*. b) Vista dorsal del pie de *Cabassous chacoensis*. La línea en blanco corresponde al contorno del quinto metatarsal (solo se encontraba el del pie opuesto) c) Vista dorsal del pie de *Tolyteutes matacus*. Escala=10mm.

Referencias: Colores: Amarillo = Cuboides; Anaranjado = Navicular; Azul = Mesocuneiforme; Celeste = Entocuneiforme; Verde = Ectocuneiforme.

Los carpales de la serie proximal, escafoides, lunar y piramidal, están comprimidos en sentido próximo-distal. El **escafoides** está relacionado principalmente con el trapecio y trapezoide, aunque mantiene un pequeño punto de contacto con el magno. El **lunar** articula con el magno principalmente y en parte con el unciforme. Lateralmente hay una pequeña faceta convexa donde articularía el piramidal. El **piramidal**, además de articular con el unciforme, presenta una concavidad marcada donde articula el metacarpal V. El **pisiforme** articula con el piramidal y la ulna por dos facetas muy amplias y levemente cóncavas, mientras que la prolongación láteropalmar es proporcionalmente pequeña. El **trapecio** se encuentra separado del trapezoide

y alineado con el dedo I. El **trapezoide** articula con el dedo II fundamentalmente y en parte con el metacarpal III. El **magno**, también acortado en sentido próximo-distal, sólo articula con el metacarpal III por delante, mientras que lateralmente lo hace con el unciforme. El elemento más externo de la serie distal, el **unciforme**, presenta distalmente facetas de articulación para los metacarpales III y IV, mientras que lateralmente contacta con el metacarpal V.

Los **metacarpales** de los dedos I y II son relativamente simples en sus extremos proximales. El metacarpal II está comprimido mediolateralmente y es el más largo. El metacarpal III es muy robusto y corto. En el extremo proximal hay una proyección dirigida hacia ventro-medial y que junto a la pared medial forma una concavidad que aloja el trapezoide y el extremo proximal del metacarpal II. Lateralmente se relaciona al metacarpal IV por una faceta fuertemente cóncava. El metacarpal IV también es corto y robusto, aunque de mucha menor talla que el tercero. El metacarpal V es curvo y se relaciona por detrás con el piramidal, medialmente con el unciforme y distalmente con el metacarpal IV y las falanges del dedo V. Por detrás del metacarpal V, se desarrolla un pequeño **hueso accesorio**, chato y curvo, que se apoya sobre el piramidal.

Los dedos I y II son los más gráciles, siendo el dedo II el más largo; ambos presentan separados todos los elementos. El dedo III tiene dos falanges: la más proximal, que representa la fusión de las falanges proximal y media, es corta y robusta; la más distal, la ungueal, forma una garra muy robusta, larga y acuminada. El dedo IV es corto y robusto, con fusión de

falanges igual que en el tercero. El dedo V, es muy corto y también tiene fusionadas las falanges proximal y media.

El **hueso palmar** es de base ancha y se prolonga notablemente hacia distal, siguiendo el eje del dedo III (Figura II.5h).

Se encontró un **sesamoideo** relacionado a la articulación entre falange ungueal y falange media del dedo II, impar y subcuadrado, mientras que en el resto de los dedos no se registraron sesamoideos; sin embargo, en el dedo III, palmar a la articulación entre falange ungueal y su inmediatamente anterior, se observan carillas articulares que sugieren su presencia. Probablemente algunos sesamoideos se han perdido durante la preparación del esqueleto.

- **Autopodio posterior** (Figura II.11a)

El **astrágalo** es similar al de los eufractinos. En vista posterior presenta una serie de forámenes o perforaciones astragalianas, característica de esta especie (Ameghino, 1906). La pared lateral de la tróclea porta la faceta para la fíbula, que cae en forma oblicua pero no llega a formar una repisa. Sobre la pared medial también se observa parte de la faceta tibial. La cabeza es convexa y está separada por un cuello bien definido. Las facetas ectal y sustentacular son de tamaño similar y están separadas por un surco interarticular amplio y profundo. La faceta sustentacular se une posteriormente con el puente. El **calcáneo** es de tipo eufractino, y el *sulcus calcanei* es ancho y profundo, manteniendo las facetas astragales separadas. El **navicular** difiere del resto fundamentalmente en la ausencia de la faceta para el hueso plantar, en su lugar sólo se observa una cresta rugosa no articular. En el

cuboides la faceta para el hueso plantar es más angosta. Los **cuneiformes** son similares a los de otros eufractinos.

Los **metatarsales** no presentan características notorias relevantes. Los metacarpales III y IV son los más largos, seguidos por el metatarsal II, mientras que el I y el V son los más pequeños. El número de falanges es el típico, no se observan fusiones. Desde el dedo uno al cinco, las falanges no ungueales se van haciendo proporcionalmente más cortas. Las falanges ungueales de los dedos I a III son deprimidas dorsoventralmente, mientras que las dos restantes están comprimidas en sentido medio-lateral. En cada uno de los dedos I a IV, los sesamoideos plantares consisten en un par en la articulación entre metacarpal y falange proximal, y uno, pobremente desarrollado, en la articulación entre falange ungueal y su inmediatamente anterior. En el ejemplar estudiado no se encontraron huesos plantares, tampoco se observaron evidencias de carillas.

Cabassous chacoensis Wetzel, 1980

- **Autopodio anterior** (Figura II.10b)

La mano es pentadáctila, el dedo III es mucho más robusto que el resto. En este taxón se registra el grado más extremo de fusión entre elementos.

La serie proximal de carpales forma un arco similar a lo observado en *C. villosus*, sin embargo, la faceta de articulación proximal del piramidal no es continua con la del lunar, de manera que no hay una faceta continua a lo largo de los tres elementos (escafoides, lunar y piramidal). El **escafoides** es el elemento de menor tamaño de la serie. Articula proximalmente, mediante una faceta cóncava, con una proyección del radio. Distalmente articula con un

hueso complejo formado por la fusión del metacarpal II y el trapezoide, con el trapecio en su lado medio-distal, y mediante una prolongación, con el magno. El **lunar** articula con el escafoides por un promontorio que se proyecta medialmente. Lateralmente, la faceta para el piramidal es cóncava y proporcionalmente más pequeña que la de *C. villosus*. En vista palmar el lunar articula con el hueso palmar por una faceta plana, alargada en sentido próximo-distal. Distalmente, las facetas para el magno y unciforme son similares a los de *C. villosus*. El **piramidal** es más corto que en *C. villosus* ya que no forma una cabeza de articulación con el quinto metacarpal, sino que la faceta se vuelve fuertemente cóncava. Proximalmente la faceta para la ulna, de superficie cóncava, se ubica más externamente, por lo que no se observa continuidad entre ella y la faceta radial del lunar. En vista disto-medial la faceta para el unciforme es cóncava en sentido dorso-palmar. Palmarmente, articula el pisiforme mediante una faceta esencialmente plana. El **pisiforme** está muy desarrollado, al igual que en los eufractinos.

La serie distal está conformada por el trapecio, el magno y el unciforme. El **trapezoide** se incorporó al metacarpal II. El **trapecio** es similar al de *C. villosus*; el **magno** es redondeado por delante en vista dorsal; el **unciforme** es más corto próximodistalmente y contacta con el metacarpal V.

La región del metacarpo está relacionada con un alto grado de fusión a las regiones carpal y falangeal. El dedo I lleva el número falangeal típico. El metacarpal del dedo II se fusiona al trapezoide, y todas las falanges están libres. En el dedo III las falanges proximal y media se fusionan. El dedo IV incorpora en un solo elemento el metacarpal y dos falanges por delante,

quedando libre la falange ungueal, acuminada y muy desarrollada. El dedo V presenta fusiones equivalentes a las del dedo IV, aunque es mucho más corto.

El hueso palmar es de tipo eufractino (Figura II.5i), de base ancha donde se inserta el tendón flexor común, la impresión del tendón invade la cara dorsal y divide la superficie articular en dos facetas. La faceta más interna es relativamente pequeña y sobre ella articula el escafoides. La faceta externa desliza sobre el pisiforme, el lunar y el piramidal. Los sesamoideos palmares no se han conservado en los ejemplares estudiados, seguramente porque se han perdido durante su preparación, sin embargo las facetas correspondientes se pueden observar en los dedos más desarrollados (II, III y IV).

- **Autopodio posterior** (Figura II.11b)

El **astrágalo** es asimétrico, siendo la cresta troclear externa mayor que la interna. Presenta una impresión ligamentaria en el borde anterior de la tróclea, que se continúa en el cuello astragalar. La pared lateral de la cresta externa lleva la faceta que articula con la región fibular de la tibia-fíbula, pero esta no se proyecta como una repisa, a diferencia de lo observado en *C. villosus*. Las facetas ectal y sustentacular están separadas por un surco interarticular ancho, profundo y no articular, similar al de *C. villosus*. Ambas facetas están bien desarrolladas, siendo la ectal de mayor superficie. La faceta sustentacular es contigua con el puente.

El **calcáneo** es relativamente deprimido, con el *tuber calcanei* bien desarrollado y expandido posteriormente. En el lado medial del extremo del *tuber* hay una proyección que presenta posteriormente una faceta de deslizamiento donde corre el tendón flexor común. Una situación similar se

aprecia en *C. truncatus*, donde la faceta de deslizamiento se cierra para formar un tubo por donde corre el tendón. El cuerpo del calcáneo también está expandido, debido fundamentalmente al desarrollo del *sustentaculum*, que lleva dorsalmente la faceta sustentacular, redondeada y levemente cóncava y, ventralmente, la faceta para el hueso plantar. Desde el cuerpo, hacia lateral, se proyecta el tubérculo peroneal, de desarrollo similar al descrito en *C. vellerosus*. En vista distal, la faceta cuboidal es subcuadrada y cóncava hacia látero-dorsal.

El **navicular** presenta algunas diferencias respecto al de *C. villosus*. En vista plantar, la faceta para el hueso plantar está muy reducida y ampliamente separada de la faceta para el cuboides. Además, la proyección para el prehallux es más corta que en *C. villosus*. El **cuboides** es similar, aunque la faceta para el hueso plantar está menos desarrollada. Los tres **cuneiformes** son similares a aquellos de *C. villosus*.

Los metatarsales son cinco y la fórmula falangeal es 2-3-3-3-3. Medial al dedo I hay un prehallux comprimido mediolateralmente y elongado.

El ejemplar revisado de *C. chacoensis* carecía de sesamoideos y hueso plantar. La superficie ventral del navicular carece de facetas que sugieran la presencia de un hueso plantar desarrollado. Lo mismo ocurre en las zonas de articulación entre metacarpales y falanges.

- **Autopodio anterior** (Figura II.10c)

Los carpales proximales son: escafoides, lunar, piramidal y pisiforme. La serie distal de carpales está compuesta por el trapecio-trapezoide, un “gran hueso” producto de la fusión del magno y el metacarpal III, y el unciforme.

El “**gran hueso**” de *T. matacus* es descrito por Schulthess (1919) como una fusión del trapecio, trapezoide, magno y metacarpal III. Sin embargo, en los especímenes analizados en este estudio, se observa un carpal de posición medial al “gran hueso” que topológicamente correspondería a un trapecio-trapezoide, teniendo en cuenta la forma y relación con los metacarpales I y II. De esta manera, el gran hueso estaría conformado, por el magno y el metacarpal III solamente, y el trapecio-trapezoide se encuentra como un elemento separado. El **escafoides** se relaciona con el “gran hueso” mediante una prolongación similar a la encontrada en eufractinos, aunque mucho menos desarrollada, en quienes esta misma prolongación lo relaciona con el magno.

En el ejemplar AAC-13 hay cuatro dedos bien desarrollados. Sin embargo, además de los cuatro primeros metacarpales, hay un pequeño elemento aplanado externo al metacarpal IV y relacionado al límite entre el piramidal y el unciforme, que correspondería al metacarpal V. Se registran fusiones entre las falanges proximal y media en los dedos III y IV. El dedo II es el más largo, aunque es relativamente grácil. El dedo III es muy robusto en relación al resto, esto deriva de las fusiones entre el metacarpal III y el magno, entre la falange proximal y media, y del alargamiento de la falange ungueal.

El hueso palmar es alargado próximodistalmente y cónico (Figura II.5j). En vista dorsal se ve una única faceta de articulación para los carpales que es

invadida posteriormente por la impresión del tendón flexor común. No se hallaron accesorios ni sesamoideos en los ejemplares estudiados, probablemente se perdieron durante la preparación. Sin embargo se ve una carilla articular en el límite entre falange ungueal y media del dedo III.

- **Autopodio posterior** (Figura II.11c)

La tróclea del **astrágalo** es simétrica y no presenta impresiones ligamentarias. La faceta de articulación de la tróclea se continúa por la pared medial de la cresta medial. La pared lateral de la cresta lateral se curva hacia fuera formando una proyección corta en repisa donde articula la fíbula. Las facetas sustentacular y ectal son simétricas y fuertemente cóncavas. Ambas están separadas por un surco interarticular profundo no articular que se amplía distalmente por la divergencia de la faceta ectal. La cabeza troclear es grande, convexa y de cuello definido.

El **calcáneo** es angosto en vista dorsal, con un *tuber calcanei* largo. La faceta ectal corre desde póstero-medial hacia ántero-lateral y es convexa en ese sentido. La faceta sustentacular ocupa el *sustentaculum* en su cara dorsal y se extiende por el borde posterior hasta el límite con la cara ventral. El *sulcus calcanei* es amplio y superficial. Anterior a la faceta ectal se extiende un tubérculo alto donde se inserta el músculo extensor *digitorum brevis*. La faceta cuboidal es alargada en sentido dorso-plantar y cóncava. La superficie lateral del calcáneo es esencialmente lisa y no existe el tubérculo peroneal.

El **navicular** se ubica más vertical que en el resto de los taxones. Presenta una proyección hacia ventral que lleva la faceta del hueso plantar. Así, el plano de la faceta forma un ángulo agudo con el plano vertical del pie.

Las facetas para el ecto- y mesocuneiformes son simétricas, de contorno reniforme, y corren en sentido dorso-plantar, mientras que la del entocuneiforme es angosta y alargada, y corre hacia ventro-medial. En vista lateral la faceta para el cuboides limita anteriormente con la faceta ectocuneiforme y corre en sentido dorso-plantar.

El **cuboides** es similar, en vista proximal, al del resto de los taxones, con una faceta para el calcáneo fuertemente convexa en sentido dorso-plantar. La faceta medial para el navicular y el ectocuneiforme es esencialmente plana. En vista plantar la faceta para el hueso plantar es, a diferencia de la de *C. villosus*, de contorno subrectangular y alargada en sentido próximo-distal.

Los **cuneiformes** son similares a los del resto de los taxones estudiados, siendo el mesocuneiforme el más pequeño, seguido por el ectocuneiforme, y el entocuneiforme el de mayor tamaño.

Los metacarpales II, III y IV son los más desarrollados y similares entre si, mientras que el I y V son mucho más cortos. Las falanges intermedias son cortas y las falanges ungueales no son largas y acuminadas como el resto de los taxones, sino más bien cortas y deprimidas. El hueso plantar es angosto y de contorno elipsoidal, con el eje mayor acompañando el largo del pie. Los sesamoideos plantares correspondientes a los dedos, al igual que las carillas articulares en los metacarpales y falanges, no se pudieron observar en los ejemplares en estudio.

3.2. Mapeo de caracteres

Se mapearon siete caracteres del autopodio que reflejan la estructura y relación de los carpales y tarsales en los distintos taxones de Dasypodidae,

cuatro de ellos correspondientes a la mano (Figura II.14a, b, c, d) y tres al pie (Figura II.14e, f, g). Se confrontó la distribución de los caracteres en la filogenia con el número de dedos y la dominancia del dedo III de la mano, y con los hábitos de vida fosorial o cursorial en cada taxón, con el objetivo de indagar respecto a una posible asociación entre estos caracteres.

Los estados de carácter fueron codificados de la siguiente manera:

Carácter 1 (Figura II.12), faceta del escafoides para el magno: **0**, presente y dispuesta sobre una proyección del escafoides (Figura II.12a); **1**, presente y sésil (Figura II.12b); **2**, reducida o ausente (Figura II.12c).

Carácter 2 (Figura II.12), fusión del trapecio y el trapezoide: **0**, ausente (Figura II.12a); **1**, presente (Figura II.12b, c).

Carácter 3 (Figura II.12), contacto entre el trapezoide o porción trapezoidal del trapecio-trapezoide con el metacarpal III: **0**, presente (Figura II.12a, b); **1**, ausente (Figura II.12c).

Carácter 4 (Figura II.12), faceta para el metacarpal V en el piramidal: **0**, presente formando una cabeza (Figura II.12a); **1**, presente sin formar una cabeza (Figura II.12b); **2**, ausente (Figura II.12c).

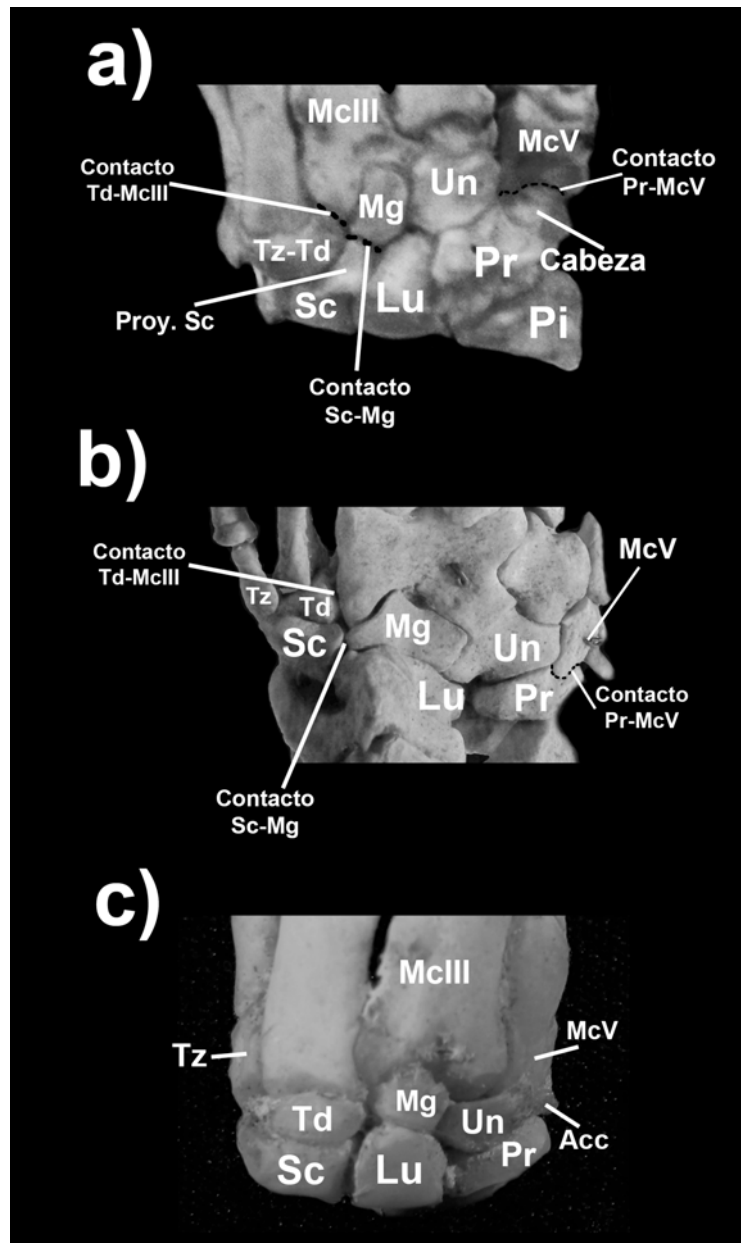


Figura II.12. Carpo y porción proximal del metacarpo derechos de Dasypodidae. a) *C. villosus*. b) *P. maximus*. c) *D. novemcinctus*. Detalles de los estados de carácter mapeados correspondientes a la mano. Referencias: Ver figura II.1.; Acc=Accesorio; Tz= Trapecio; Tz-Td=Trapezio-Trapezoide.

Carácter 5 (Figura II.13a), en el astrágalo, faceta en repisa para la fíbula: **0**, presente; **1**, ausente.

Carácter 6 (Figura II.13b), faceta fibular en el calcáneo: **0**, presente; **1**, ausente.

Carácter 7 (Figura II.13b, c), tubérculo peroneal del calcáneo: **0**, presente sobre una prolongación; **1**, sésil o ausente.

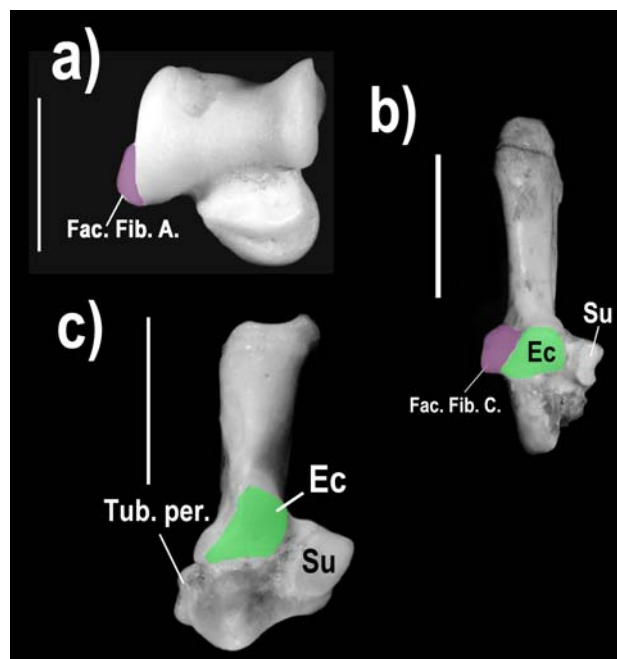
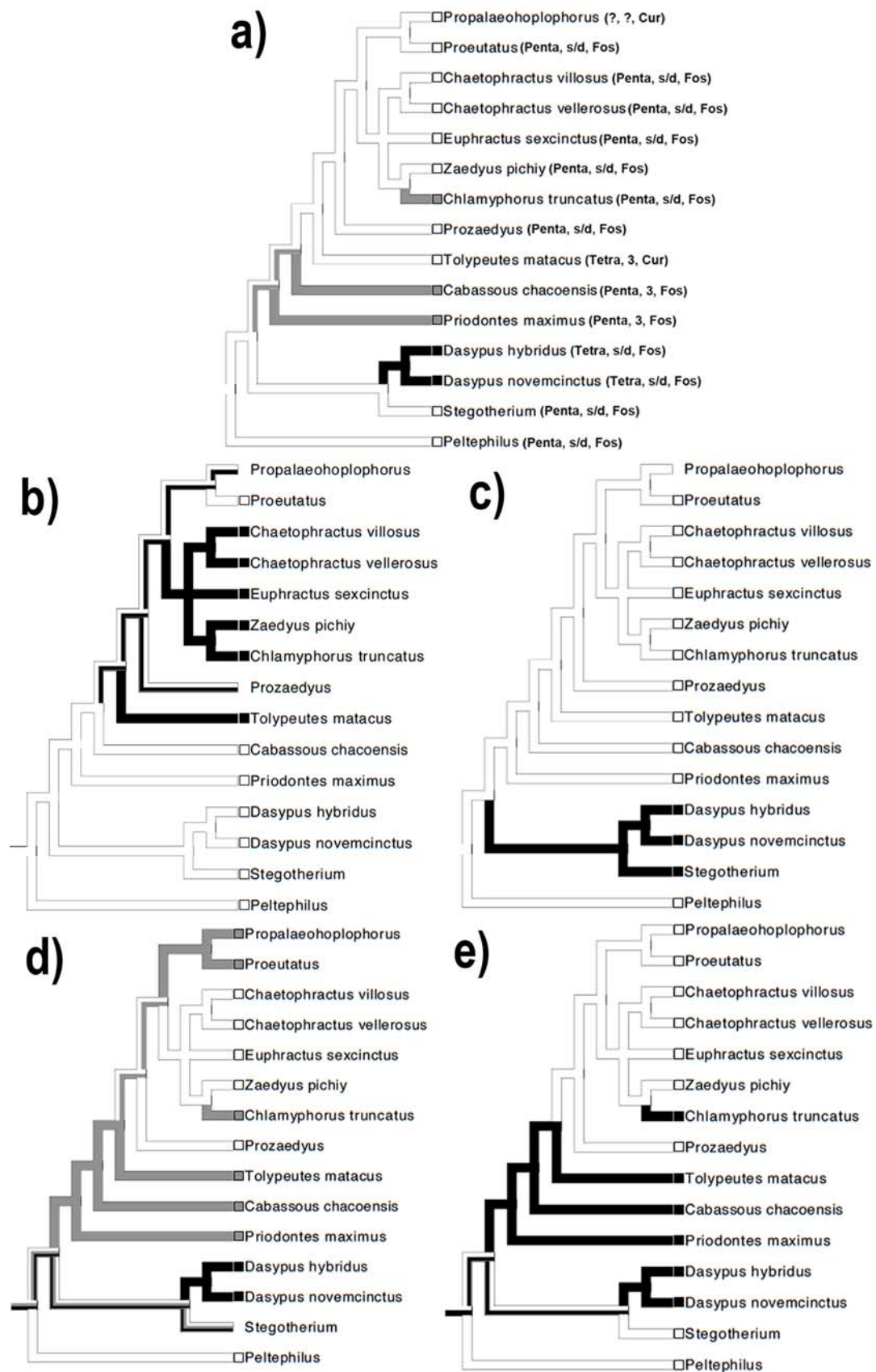


Figura II.13. Astrágalo y calcáneos de armadillos, vista dorsal. a) Astrágalo de *C. villosus* donde se resalta en azul la faceta para la fíbula (Fac. Fib. A.). b) Calcáneo de *D. novemcinctus* donde se resaltan la faceta para la fíbula en azul, diferente a la faceta ectal, verde; nótese la falta del tubérculo peroneal. c) Calcáneo de *C. villosus* mostrando el tubérculo peroneal y la faceta ectal (verde); nótese la falta de la faceta para la fíbula.



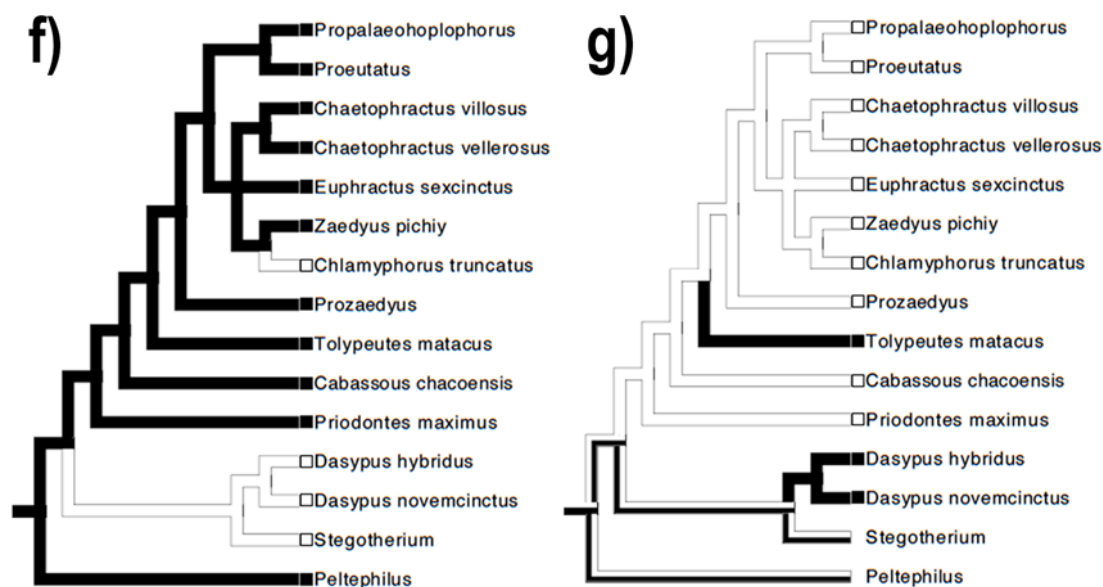


Figura II.14. Mapeo filogenético de los caracteres seleccionados del autopodio de Cingulata fósiles y actuales.

a) Carácter 1 - Faceta para el magno en el escafoides. b) Carácter 2 – Fusión del trapecio y el trapezoide. c) Carácter 3 - Contacto entre el trapezoide o porción trapezoidal del trapecio-trapezoide con el metacarpal 3. d) Carácter 4 – Faceta para el metacarpal 5 en el piramidal. e) Carácter 5 – En el astrágalo, faceta en repisa para la fíbula. f) Carácter 6 – Faceta fibular en el calcáneo. g) Carácter 7 – Tubérculo peroneal del calcáneo. En **a)** se encuentra entre paréntesis, a continuación de cada taxón, el número de dedos funcionales de la mano, la dominancia del dedo 3 y el hábito de vida, respectivamente.

Referencias: Caracteres 1 y 4: blanco = estado 0, gris = estado 1, negro = estado 2. Caracteres 2, 3, 5, 6, 7: blanco = estado 0 y negro = estado 1. Ver en el texto la codificación de cada estado. Penta = mano con 5 dedos funcionales, Tetra = mano con 4 dedos funcionales, 3 = dominancia del dedo 3, s/d = no hay dominancia del dedo 3, Cur = hábito cursorial, Fos = hábito fosorial.

3.3. Conformación de los autopodios en el período preosteogénico

Para la reconstrucción tridimensional de la región carpal-metacarpal de los autopodios preosteogénicos se utilizaron los especímenes prenatales de menor tamaño con el fin de visualizar la forma, tamaño relativo y relación de los elementos antes del comienzo de la osteogénesis. Así, los cambios ligados a los procesos de osificación podrán ser reconocidos con mayor facilidad y

diferenciados de aquellos que hubieran ocurrido en una etapa previa (e.g. la fusión de dos elementos puede ocurrir mediante la fusión de sus cartílagos y no necesariamente a partir de sus partes óseas). Casi todos los elementos registrados eran cartilaginosos, excepto las diáfisis de los metapodios centrales de *Dasytus*, donde se visualizaron condrocitos hipertrofiados y el comienzo de la formación del manguito perióstico.

3.3.1. Autopodio preosteogénico de *Chaetophractus*

La región carpal fetal de *Chaetophractus villosus* (Figura II.15) es muy similar a la del adulto y en ella ya están presentes los rasgos más sobresalientes. El trapecio-trapezoide del adulto, ya es aquí un elemento cartilaginoso único (Figura II.16a). El escafoides se encuentra intercalado por delante del lunar, contactando con el magno, y la región trapezoidal del trapecio-trapezoide articula también con el metacarpal III. El tamaño relativo de los metacarpales es similar al del adulto, siendo el tercero el más robusto. El metacarpal V se relaciona principalmente con el piramidal mediante una cabeza definida. No se registró el cartílago correspondiente al hueso accesorio. Las falanges también tienen tamaños proporcionalmente similares al adulto, sin embargo, se encuentran como elementos separados y no hay fusiones entre ellas (Figura II.16b).

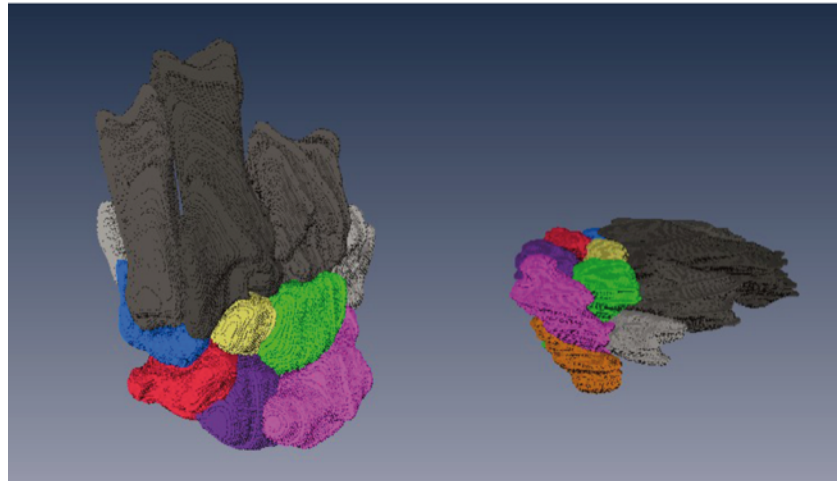


Figura II.15 Carpo y metacarpo de la mano derecha de *C. villosus*. El autopodio se esquematizó especularmente con propósitos comparativos. En vista dorsal, a la izquierda y en vista lateral a la derecha. Referencias: **Colores:** Amarillo = Magno; Anaranjado = Pisiforme; Azul claro = Trapecio-trapezoide; Grises = metacarpales; Rojo = Escafoides; Rosado = Piramidal; Verde = Unciforme; Violeta = Lunar.

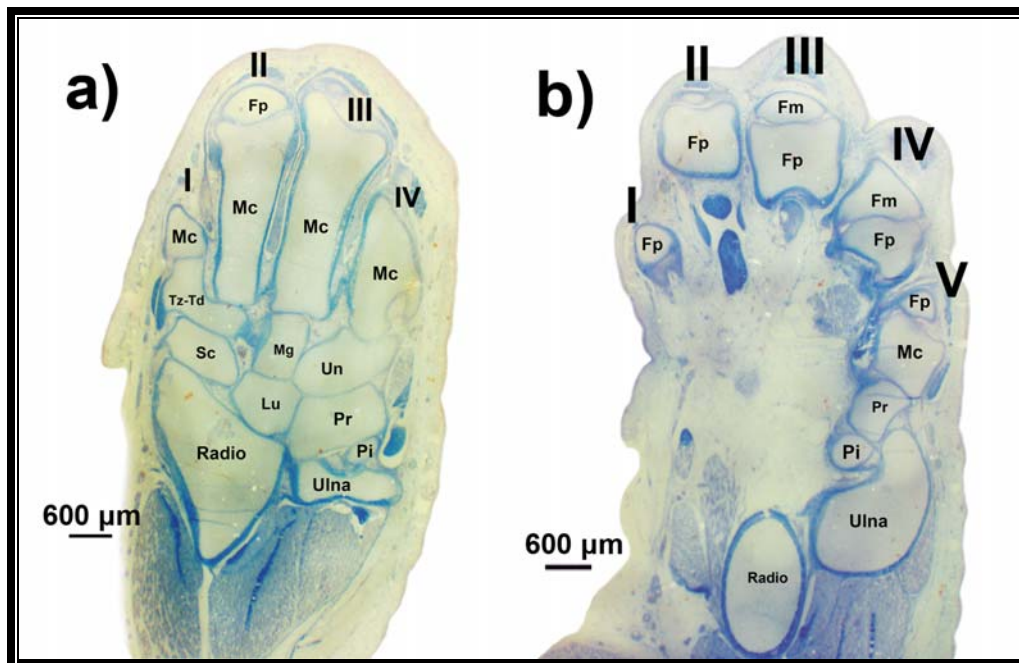


Figura II.16. Cortes histológicos a diferentes alturas de *C. villosus*. a) Detalle del elemento cartilaginoso que conforma el trapecio-trapezoide (Tz-Td). b) Detalle de los contactos entre falanges proximales (Fp) y medias (Fm), en todos los casos separadas. Tinción Azán-Domagk.

En el autopodio posterior (Figura II.17) sucede algo similar a lo que se aprecia en la mano, ya que las proporciones y relaciones entre sus elementos es la misma que la que se encuentra en el adulto. En vista dorsal hay una

incipiente repisa en el astrágalo que corresponde a la faceta para la fíbula. Internamente el prehallux se encuentra articulando con el navicular.

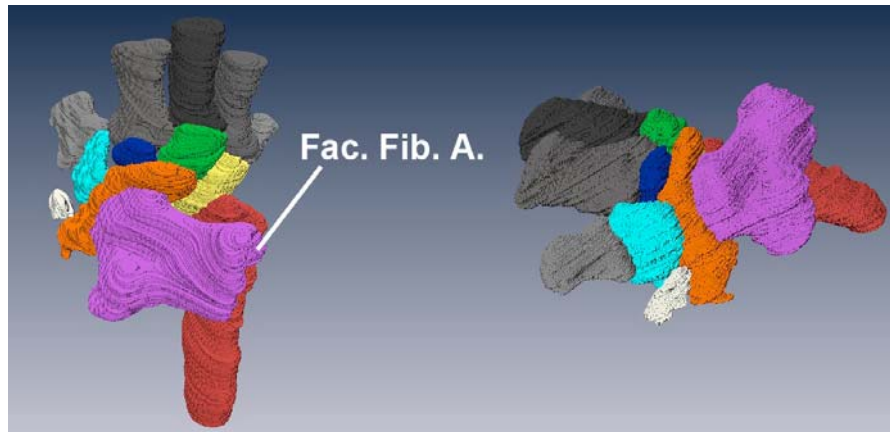


Figura II.17. Esquema especular del tarso y metatarso de la mano izquierda de *C. villosus*. El autopodio se esquematizó especularmente con propósitos comparativos. Vista dorsal a la izquierda y vista medial a la derecha. Referencias: **Colores:** Amarillo = Cuboides; Anaranjado = Navicular; Azul = Mesocuneiforme; Blanco = Prehallux; Celeste = Entocuneiforme; Grises = Metatarsales; Rojo = Calcáneo; Verde = Ectocuneiforme; Violeta = Astrágalo. Nótese la faceta fibular en el astrágalo (Fac. Fib. A.).

3.3.2. Autopodio preosteogénico de *Dasypus*

En la región del carpo se observan los elementos proximales del carpo, escafoides, lunar, piramidal y pisiforme y, los distales, trapecio, trapezoide, magno y unciforme (Figura II.18).

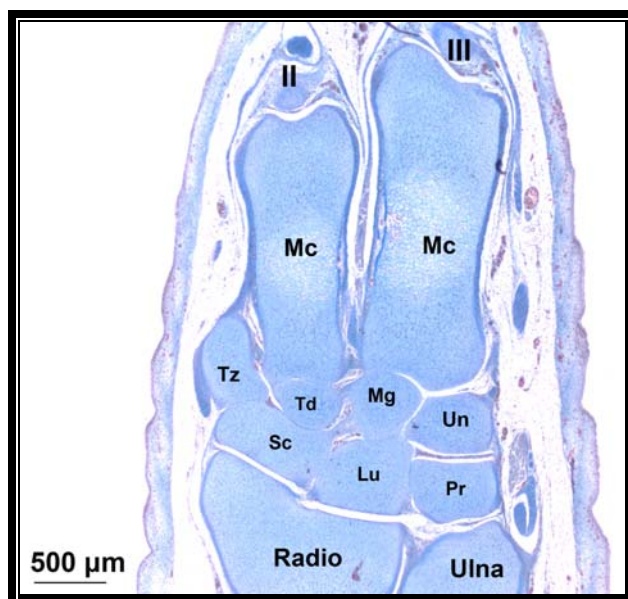


Figura II.18. Corte histológico del carpo y metacarpo de *D. hybridus*. Nótese los elementos cartilaginosos correspondientes al trapecio (Tz) y trapezoide (Td) separados. Tinción Azán-Domagk.

La región del metacarpo está integrada por los metacarpales I, II, III y IV, bien desarrollados, y el metacarpal V que presenta cierta reducción (Figura II.19). Sin embargo, el tamaño de este último respecto al resto de los elementos, es proporcionalmente mayor que en el adulto. Como puede verse en la Figura II.19a, todos los elementos del carpo presentan forma y proporciones generales similares a las encontradas en el adulto; sin embargo, aunque la fila proximal se encuentra encolumnada respecto de la distal y el piramidal articula principalmente con el unciforme, a diferencia de lo observado en el adulto, hay una pequeña zona que contacta con el metacarpal V. El escafoides, si bien no llega a contactar con el magno, posee una prolongación notable que se dirige hacia distolateral. A su vez, el trapezoide contacta con el tercer metacarpal. En vista lateral (Figura II.19b) puede observarse la presencia de un elemento cartilaginoso extra, que corresponde al hueso accesorio descrito en el adulto. El cartilago del accesorio se encuentra contactando

lateralmente con el piramidal, y este a su vez contacta con el metacarpal V, a diferencia de lo que se aprecia en el adulto, donde el mismo está interpuesto entre el piramidal y el metacarpal V.

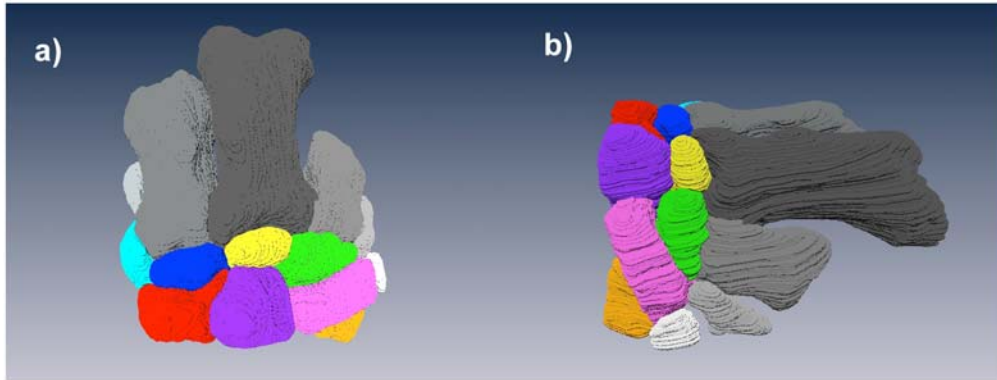


Figura II.19. Región del carpo y metacarpo del autopodio derecho de un feto de *D. hybridus*. Vista dorsal a la izquierda y vista láterodorsal a la derecha. **Referencias:** Colores: Blanco = Hueso accesorio; el resto ver Figura II.15.

Los elementos del pie están dispuestos de forma similar a los del adulto (Figura II.20) y el eje central de sostén se encuentra ya bien establecido. La articulación del cóndilo astragalar está alineada con la cabeza, el ectocuneiforme y el metacarpal III.

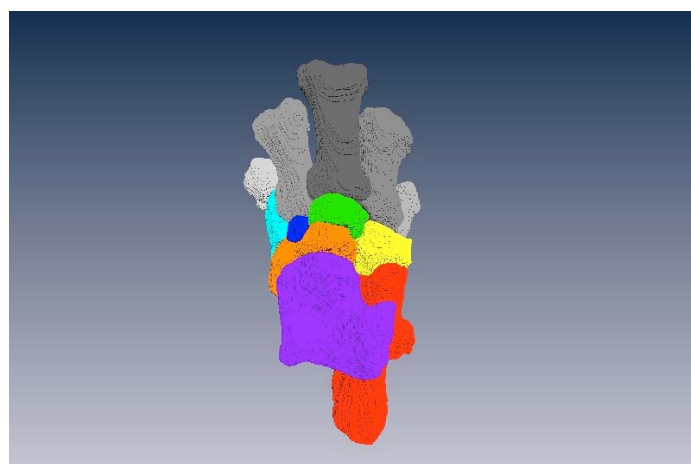


Figura II.20. Región del tarso y metatarso del autopodio derecho de un feto de *D. hybridus*, vista dorsal. Referencias: Colores: ver Figura II.10.

4. DISCUSIÓN

Las manos en Dasypodidae

A partir de los resultados obtenidos en este capítulo se pueden definir tres modelos morfológicos en la región del carpo-metacarpo, que se asocian a la cantidad de dedos funcionales y al desarrollo proporcional del dedo III.

En los eufRACTINIS actuales y fósiles, peltefílidos y eutatinis, hay una clara pentadactilia y el dedo III, si bien es el más robusto, no llega a alcanzar un desarrollo preponderante. En el carpo, los elementos tienden a una condición de diPLARTRÍA, a relacionarse en mayor medida entre ellos y con el metacarpo. Así, en general el escafoides se prolonga y forma una faceta que lo relaciona al magno, el trapecio-trapezoide también lo hace relacionándose al metacarpal III, el piramidal se prolonga lateralmente hasta alcanzar el metacarpal V y articular con él por medio de una cabeza bien desarrollada.

El aumento de contactos entre los carpales y metacarpales probablemente esté relacionado con proporcionar un aumento en la cohesión articular de sus elementos brindando una mayor estabilidad al carpo durante la actividad excavatoria.

El único taxón que escapa, en parte, a esta condición es *Chlamyphorus*. Posiblemente esto responda al hecho de que *Chlamyphorus* se encuentra en el extremo inferior del rango de tamaños entre los cingulados actuales y fósiles. Algunas modificaciones peculiares en el cráneo de *Chlamyphorus* también han sido relacionadas con su tamaño extremadamente pequeño; como escribieran Patterson et al. (1989) “...*The striking features of the skull of Chlamyphorus, those immediately noticed on comparison with skulls of euphractines [...] are all*

consequent upon the size reduction undergone by the chlamyphorines". También sus hábitos cavícolas son muy marcados y su frecuencia fosorial es alta, ya que vive en galerías construidas en sustratos preferentemente arenosos y sueltos, y solo sale al exterior muy poco tiempo para alimentarse (Canevari y Vaccaro, 2007). El género *Chlamyphorus* pertenece a la tribu Chlamyphorini, diferente del resto de los taxones descritos que se agrupan en la tribu Euphractini (McKenna y Bell, 1997). Algunos autores consideran a Chlamyphorini parte de Euphractinae (e.g., McKenna y Bell, 1997), mientras que otros elevan su rango a Subfamilia, equiparándola con Euphractinae (e.g., Simpson, 1945; Paula-Couto, 1979; Wetzel, 1985b).

Por su parte, en *Dasypus* hay una tendencia a la reducción del dedo V y una relación de tamaño similar entre el dedo II y el III. A esta condición la acompañan modificaciones en el carpo que incluyen la reducción del contacto entre escafoides y magno, entre el trapezoide y el metacarpal III, y el piramidal y el metacarpal V. De hecho, si se compara la mano fetal con la del adulto de *D. hybridus*, puede verse claramente que el metacarpal V todavía contacta con el piramidal, quedando el accesorio por afuera. En el adulto, sin embargo, el piramidal pierde contacto con el metacarpal V, que ahora se apoya en el metacarpal IV, y el accesorio se interpone entre ambos. En †*Stegotherium* se puede hipotetizar una situación intermedia; en este género todavía se conserva la pentadactilia pero la condición diplátrica comienza a reducirse (Figura II.1). Así, por ejemplo, existe la conexión entre el escafoides y el magno a través de una proyección (similar a *Chaetophractus*), pero la porción del trapezoide no articula con el metacarpal III (lo mismo que en *Dasypus*).

Una condición totalmente diferente se observa en los tolipeutinos, donde puede haber o no reducción de la pentadactilia, pero el dedo III alcanza una robustez notable. El magno se vuelve predominante y el escafoides, aunque mantiene el contacto, ya no se prolonga para contactar con él. De hecho, en *Priodontes*, que presenta el mayor desarrollo del dedo III, el magno se prolonga para contactar con el escafoides. A su vez, existe un nivel de fusión de elementos mucho mayor que el encontrado en los otros grupos. La mayor parte de los metacarpales y falanges intermedias están siempre fusionados, e incluso hay metacarpales que se fusionan a elementos de la región del carpo.

Los armadillos son generalmente considerados cavadores con cierto grado de especialización. Hildebrand (1985), considera su mecánica excavadora de tipo *scratch-digging*, un tipo generalizado de excavación que incluye una serie de adaptaciones del esqueleto postcraneal. El húmero es corto, robusto y con tubérculos grandes para la inserción muscular; radio y ulna fuertemente asociadas, con el proceso olecraneano largo y robusto (Vizcaíno et al., 1999), y sus superficies distales fuertemente cóncavas y amplias que permiten un contacto masivo con el carpo; la mano es ancha y con poca flexibilidad, los elementos del carpo se interrelacionan trabándose entre ellos, los metacarpales y falanges son muy cortos y las garras son robustas (Polly, 2007; Yalden, 1966). Sin embargo, estas adaptaciones que acompañan los hábitos fosoriales de los *scratch-diggers* se distribuyen solo en parte entre los Dasypodidae. De hecho, el grupo que mejor se ajusta a esta regla general es el de los Euphractinae, que presentan la condición más distribuida entre los Cingulata y probablemente la más primitiva. En el caso de los Dasypodinae se pierden parte de las relaciones cohesivas entre los carpales, y la mano, que

carece de un dedo, es más angosta. Entre los tolipeutinos, las relaciones generales se mantienen con algunas modificaciones debidas fundamentalmente al gran desarrollo del dedo III. Así, los carpales intermedios, el lunar y el magno, adquieren gran tamaño y se disponen encolumnados con este dedo. Hay también una tendencia a la pérdida del quinto dedo, que se encuentra reducido, aunque todavía funcional, en *Priodontes*, y completamente ausente en *Tolypeutes*. Otro grupo de xenartros actuales donde se registra un dedo central hipertrofiado es el de los mirmecofágidos (osos hormigueros, altamente especializados en la alimentación con hormigas y termitas), en este caso el dedo III hipertrofiado está asociado a un hábito particular de excavación denominado “*hook and pull digging*” (Hildebrand, 1985), al cual se asocian otras características del miembro y la cintura escapular (e.g. presenta una fosa postescapular amplia, y el tendón distal de la cabeza media del músculo *triceps brachii* sobrepasa el olecranon y se fusiona con el tendón del músculo *flexor digitorum profundus*). Este tipo de excavación es un proceso de dos pasos: primero el dedo III hipertrofiado y el dedo II se anclan en una grieta o agujero preexistente (e.g. en un termitero), luego los dedos son fuertemente flexionados hacia el cuerpo triando del sustrato y arrancándolo. Entre los armadillos, tanto *Priodontes* como *Tolypeutes* y *Cabassous* son los más especializados en la utilización de hormigas y termitas como recurso alimenticio (Redford, 1985). De hecho, algunos reportes indican que *Tolypeutes* utiliza sus garras delanteras para romper hormigueros y termiteros, y descortezar troncos en busca de alimento (Canevari y Vaccaro, 2007).

El quinto dedo de *Dasypus*

Recientemente, Costa y Vizcaíno (2010) han señalado algunas controversias respecto a la presencia de un quinto dedo (normal o residual) en la mano de *Dasypus novemcinctus*, focalizándose en dos aspectos: en primer lugar la importancia de su presencia a la hora de diagnosticar los tres subgéneros de *Dasypus*. El subgénero *Dasypus* (*Dasypus*) incluye a *D. novemcinctus*, *D. septemcinctus*, *D. hybridus*, *D. sabanicola* y *D. yepesi*; *Dasypus* (*Hyperoambon*) está representado por una sola especie, *D. kappleri*; el subgénero *D.* (*Cryptophractus*), también monoespecífico, incluye a *D. pilosus*. La presencia de un quinto dedo en la mano había sido reportada supuestamente hasta ese momento para *D. (H.) kappleri* (Wetzel y Mondolfi, 1979), mientras que se consideraba que *D. (Dasypus)* y *D. (Cryptophractus)* solo presentaban cuatro dedos en la mano (Hamlett, 1939; Wetzel y Mondolfi, 1979). Sin embargo, Schulthess (1919) a partir de la publicación de una serie de descripciones breves de las manos y pies de armadillos tanto fósiles como actuales, reporta la presencia de un quinto dedo reducido en *D. novemcinctus*.

En este trabajo de tesis se han encontrado no sólo relictos del quinto dedo en *D. novemcinctus* sino también en todos los ejemplares estudiados de *D. hybridus*. De esta manera, se estaría reforzando la propuesta de Costa y Vizcaíno (2010) de descartar este carácter como diagnóstico de *D. (H.) kappleri*, y a la vez de realizar una revisión exhaustiva y extensiva al resto de las especies de *Dasypus*.

Otro aspecto que resaltan Costa y Vizcaíno (2010) es la reducción del quinto dedo y su posible asociación con los hábitos excavatorios. Según ellos, *D. novemcinctus*, y por extensión otros armadillos, tendría un quinto dedo

desarrollado al nacer y durante la infancia, que se pierde con el comienzo de la actividad excavatoria más comprometida. Los datos presentados en este capítulo, junto con los que se presentan en los dos capítulos siguientes, indicarían que esta reducción no es extensiva al resto de los armadillos. Además, *D. hybridus* presenta, en sus estadios preosteogénicos, un quinto metacarpal proporcionalmente grande (Figura II.11) , que durante la osificación de los dedos crece mucho más lento que el resto, y al momento del nacimiento ya tiene un tamaño relativo similar al del adulto (ver Capítulo 3).

Los pies en Dasypodidae

Entre los eufractinos, se registra nuevamente una morfología esencialmente similar entre los autopodios posteriores de los diferentes taxones. La faceta fibular del calcáneo está ausente, el tubérculo peroneal está muy desarrollado, el astrágalo presenta una faceta en repisa para la fíbula, y en todos ellos se desarrolla un prehallux. Esta morfología es la más distribuida entre los armadillos miocénicos, excepto en †*Stegotherium*. El prehallux no se ha hallado en ninguno de los fósiles. Sin embargo, Scott (1903-1905) señala que en †*Prozaedyus* el navicular forma una proyección sobre la cual articularía un prehallux.

En Dasypodini y †*Stegotherium*, el calcáneo es más elongado y comprimido, presenta una faceta fibular y el tubérculo peroneal está pobremente desarrollado. Algo similar ocurre en *Tolypeutes*, donde el tubérculo peroneal está ausente. Según Zack et al. (2005), la reducción del tubérculo peroneal y la elongación del calcáneo, son caracteres que se registran en animales cursoriales.

Algunos trabajos vinculados con aspectos biomecánicos de los elementos proximales de los miembros (estilopodio y zeugopodio) en relación con las actividades fosoriales en armadillos (Vizcaíno et al., 1999; Vizcaíno y Milne, 2002), encontraron una correlación positiva entre la longitud relativa del olecranon (expresada a través del índice de fosorialidad, IFA) y el grado de fosorialidad presente en los distintos taxones de Dasypodidae actuales. El aumento de la longitud olecraneana es interpretado como una consecuencia de un mayor desarrollo del músculo tríceps, el extensor del antebrazo. *Tolypeutes* registró los valores más bajos de IFA de acuerdo con su escasa actividad excavatoria. En orden creciente siguieron los Dasypodinae, seguidos de cerca por los Euphractinae, y los valores más altos se registraron en *Chlamyphorus*, *Prionodontes* y *Cabassous*. En los mismos trabajos, sin embargo, no se registraron índices morfométricos correlacionados con hábitos fosoriales en el miembro posterior. Generalizando, el miembro anterior es interpretado en Dasypodidae como una estructura especializada para la excavación, mientras que el posterior soporta el peso del cuerpo y es similar al de un mamífero cursorial típico (Fariña y Vizcaíno, 1997; Vizcaíno y Milne, 2002). Sin embargo, un estudio preliminar que he publicado en 2011 (Galliari y Carlini, 2011) indicaría cierta correlación positiva entre el grado de torsión observado en la tibia-fíbula de los armadillos y el IFA, teniendo en cuenta que de hecho existe una participación de los miembros posteriores en la actividad excavatoria, no solo en el anclaje del cuerpo durante la retracción del miembro anterior, sino también en la remoción del sustrato hacia fuera de la cueva (Hildebrand, 1985). Los valores más bajos de torsión se registran en *Tolypeutes*; los valores intermedios corresponden a Dasypodinae y los más altos a Euphractinae. Así,

las semejanzas presentes en el pie de los Dasypodinae y *Tolypeutes*, podrían estar relacionadas a una menor frecuencia excavatoria en los primeros y a una frecuencia prácticamente nula en el segundo.

Capítulo III

Secuencias de osificación en Dasypodidae

1. ANTECEDENTES

En la literatura clásica de embriología comparativa, la ontogenia de un organismo es dividida en una serie de estadios discretos, cada uno caracterizado por el comienzo de un fenómeno de desarrollo particular, que puede ser la mineralización de una matriz o una disposición particular de células que comenzarán a originar un órgano (Alberch, 1979). La morfogénesis en el miembro tetrápodo sigue un patrón general próximo-distal, condensándose primero las células que formarán el estilopodio cartilaginoso, luego el zeugopodio y finalmente el autopodio. Shubin y Alberch (1986) introdujeron el concepto de eje primario en el desarrollo del miembro, refiriéndose al predominio del lado ulnar/fibular durante el proceso de condensación celular. A partir de la ulna/fíbula, se condensan el ulnar y el fibular, respectivamente, al igual que el intermedio en la mano. El ulnar/fibular originan al carpal distal 4 y al tarsal distal 4, respectivamente, y al mismo tiempo al carpal distal 3 y al tarsal distal 3, que a su vez originan al metacarapal 3/metatarsal 3 y al carpal distal 2/tarsal distal 2, y así sucesivamente, hasta el origen del primer dígito. El quinto dedo se originaría como una condensación *de novo* no relacionada al arco digital. Si bien este modo es el más usual en tetrápodos actuales, trabajos más recientes han propuesto otras variantes de morfogénesis del autopodio en algunos grupos de anfibios (véase Wagner y Chiu, 2001 para un resumen).

Un gran número de trabajos realizados en vertebrados han demostrado que la osteogénesis no recapitula los patrones de la morfogénesis (Rieppel, 1993; Maisano, 2002a, b). En otras palabras, los patrones de formación del esqueleto óseo son independientes de la formación de los precursores cartilaginosos (morfogénesis), por lo tanto su estudio detallado es necesario, ya que encierra una fuente potencial de caracteres que pueden ser utilizados en análisis filogenéticos.

Si bien la bibliografía referida al estudio de secuencias de osificación en vertebrados es abundante, pocos son los trabajos que incluyen a los Xenarthra, en especial a los Dasypodidae. Recientemente, Hautier y colaboradores (2010) han propuesto un criterio para distinguir entre vértebras cervicales y torácicas en mamíferos actuales, de acuerdo a los patrones de osificación observados en diferentes taxones, entre los que se incluyeron a los perezosos arborícolas y a *Dasypus*. A partir de ello lograron corroborar que el patrón de siete vértebras cervicales se conserva en los mamíferos, a pesar de la divergencia morfológica observada entre los perezosos actuales, cuyo número de vértebras cervicales varía entre seis y nueve. En ese trabajo, sin embargo, solo se incluyeron datos pertenecientes a la columna vertebral de Xenarthra. Posteriormente, en 2011 Hautier y colaboradores publicaron un trabajo referido a esqueletogénesis y heterocronía secuencial en Xenarthra, donde analizaron secuencias de osificación a nivel tanto craneano como postcraneano de los tres grupos principales de xenartros actuales: perezosos, armadillos y osos hormigueros. Entre los elementos del postcráneo solo se analizaron someramente los pertenecientes al autopodio, y se incluyó solamente a *Dasypus* entre los armadillos. Es importante destacar que las especies representantes de este

género presentan una poliembrionía específica obligada única entre los mamíferos, y dan a luz entre 4 y 12 gemelos monocigóticos (genéticamente idénticos) en una sola camada (Prodöhl et al., 1996). Este mecanismo de desarrollo no es compartido con ningún otro xenartro actual, y el resto de los armadillos solo dan a luz entre una y tres crías (normalmente dos), generalmente de sexos diferentes (e.g. Canevari y Vaccaro, 2007; Redford y Wetzel, 1985). Por ello, incorporar a estudios de desarrollo especies de armadillos eufractinos, como *Chaetophractus villosus* y *C. vellerosus*, es relevante en tanto poseen el mecanismo de gestación más distribuido entre los Xenarthra.

El objetivo principal del trabajo presentado en este capítulo es caracterizar las secuencias de osificación de los principales elementos esqueléticos del autopodio de Dasypodidae, particularmente de *Dasypus* y *Chaetophractus*, y analizarlos en un marco filogenético con el fin de determinar las posibles implicancias de la heterocronía secuencial en la historia evolutiva del grupo.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Técnica de aclaramiento y doble tinción de prenatales, neonatos y crías

Un total de 58 especímenes fueron procesados mediante una técnica de aclaramiento enzimático y doble tinción modificada de Wilson et al. (2010). En la Tabla III.1 se incluyen las asignaciones taxonómicas para cada ejemplar y las medidas tomadas antes de la preparación. Esto último no pudo realizarse

en todos los casos, debido a que algunos de ellos ya se encontraban parcial o totalmente desarticulados, como ejemplares de colecciones antiguas o mal conservados.

Antes de comenzar con el tratamiento de aclaramiento se removieron las vísceras y la piel de los especímenes. Inicialmente fueron fijados en formol al 5% durante 1-5 días, dependiendo del tamaño. Luego se pasaron por concentraciones crecientes de alcohol (50%-70%-96% y 100%). Este último se renovaba cada 6 hs. hasta tres veces, para pasar luego al primer colorante, Azul Alcian al 0,015 % (800 ml de alcohol absoluto, 200 ml de ácido acético y 0,15 gr de Azul Alcian 8 GS). Dependiendo del tamaño, el espécimen se dejaba entre 12 - 48 hs. en el colorante. Luego se los sumergía en concentraciones decrecientes de alcohol, desde el absoluto hasta alcohol 30% (colocándolos 6 y 12 hs. cada vez). Se seguía con dos baños de agua corriente, 6 hs. cada vez. Una vez eliminado todo rastro de alcohol se sumergían en una solución enzimática de tripsina 0,5% (5 gr de tripsina en polvo disuelta en una solución de 1000 ml formada por 1/3 de Borax saturado y 2/3 de agua destilada). Se mantenían en esta solución durante el tiempo necesario hasta que se permitiera ver claramente el esqueleto. Dependiendo el tamaño y la especie, esto podía llevar desde 10 días hasta 6 meses. Se controlaban las muestras y se renovaban las soluciones de tripsina periódicamente. Una vez transparentadas se las llevaba a dos baños consecutivos de hidróxido de potasio al 0,5% durante 10-30 minutos cada vez, para luego ser tratados con el segundo colorante, Rojo Alizarina S al 0,01% (0,1 gr de Rojo Alizarina S en 1000 ml de hidróxido de potasio al 0,5%), donde permanecían por unas 12 hs. De aquí se los volvía a pasar por hidróxido de potasio al 0,5% durante 10-30

minutos. Luego se los llevaba a un lavado con agua destilada entre 6-12 hs. Finalmente se pasaban por concentraciones crecientes de glicerina en agua destilada, desde el 30 % al 100%, entre 24 y 72 hs. cada vez. Una vez en glicerina 100% se colocaba una pequeña cantidad de Timol (antifúngico) para conservar la muestra. El tejido cartilaginoso se observa teñido de color azul, mientras que el tejido óseo se ve en rojo. La determinación de los puntos de osificación se registró mediante la manifestación más temprana de rojo de alizarina en las muestras, observadas bajo lupa Nikon SMZ645.

Especie	Número de Identificación	Longitud del Cráneo	Longitud del Cuerpo
<i>Dasyopus hybridus</i>	PIMUZlab#2008.18	---	---
<i>Dasyopus hybridus</i>	PIMUZlab#2008.82	---	---
<i>Dasyopus hybridus</i>	PIMUZlab#2008.134	---	---
<i>Dasyopus hybridus</i>	PIMUZlab#2008.135	---	---
<i>Dasyopus hybridus</i>	PIMUZlab#2008.83	---	---
<i>Dasyopus hybridus</i>	AAC-143	29,0	45,4
<i>Dasyopus hybridus</i>	PE-0509	33,3	61,2
<i>Dasyopus hybridus</i>	PIMUZlab#2009.1011	32,7	61,6
<i>Dasyopus hybridus</i>	PE-1309	---	---
<i>Dasyopus hybridus</i>	JG-0109	37,5	71,6
<i>Dasyopus hybridus</i>	JG-0209-D2	36,3	75,5
<i>Dasyopus hybridus</i>	PI-1311-D10	39,6	73,0
<i>Dasyopus hybridus</i>	PI-1311-D11	38,4	72,0
<i>Dasyopus hybridus</i>	PI-1311-D13	40,0	71,1
<i>Dasyopus hybridus</i>	PIMUZlab#2008.138	---	---
<i>Dasyopus hybridus</i>	LP-001	35,2	65,3
<i>Dasyopus hybridus</i>	PIMUZlab#2009.1014	33,5	62,9
<i>Dasyopus hybridus</i>	PIMUZlab#2009.1015	33,8	64,4
<i>Dasyopus hybridus</i>	PIMUZlab#2008.101	---	---
<i>Dasyopus hybridus</i>	JG-0209-D6a	38,9	76,1
<i>Dasyopus hybridus</i>	JG-0209-D4	39,8	80,7
<i>Dasyopus hybridus</i>	JG-0209-D5	40,4	84,8
<i>Dasyopus hybridus</i>	JG-0209-D10	39,9	78,1
<i>Dasyopus hybridus</i>	PI-1311-D12	40,8	76,0
<i>Dasyopus hybridus</i>	PE-1009-D3a	40,4	81,7
<i>Dasyopus hybridus</i>	PE-1009-D13	41,7	84,2
<i>Dasyopus hybridus</i>	PE-1009-D15	42,6	91,4
<i>Dasyopus hybridus</i>	JG-0209-D17	44,5	96,7
<i>Dasyopus hybridus</i>	JG-0209-D23	46,4	106,3
<i>Dasyopus hybridus</i>	JG-0209-D26	46,4	102,7
<i>Dasyopus hybridus</i>	PE-1009-D19	45,6	99,1
<i>Dasyopus hybridus</i>	PE-1009-D21	47,2	105,8
<i>Dasyopus hybridus</i>	PE-1009-D20	47,3	103,3
<i>Dasyopus hybridus</i>	JG-0209-D24	47,0	108,3
<i>Dasyopus hybridus</i>	PE-1009-D22	48,1	109,1
<i>Dasyopus hybridus</i>	JG-0209-D28	49,3	108,0
<i>Dasyopus hybridus</i>	JG-0209-D30	51,3	119,7
<i>Chaetophractus vellerosus</i>	PIMUZlab#2008.137	---	---
<i>Chaetophractus vellerosus</i>	AAC-146	32,6	69,7
<i>Chaetophractus vellerosus</i>	PIMUZlab#2008.136	---	---
<i>Chaetophractus vellerosus</i>	PIMUZlab#2009.1012	29,0	57,4
<i>Chaetophractus vellerosus</i>	PI-1011-D9	32,6	68,2
<i>Chaetophractus vellerosus</i>	PI-1011-D12	38,2	87,2
<i>Chaetophractus vellerosus</i>	nn4-D17	41,0	97,8
<i>Chaetophractus vellerosus</i>	PI-0611-D19	46,2	102,8
<i>Chaetophractus vellerosus</i>	nn4-D24	46,1	104,5
<i>Chaetophractus villosus</i>	AAC-157	10,1	22,6
<i>Chaetophractus villosus</i>	AAC-156	17,2	31,2
<i>Chaetophractus villosus</i>	PE-0309b	15,6	28,8
<i>Chaetophractus villosus</i>	PIMUZlab#2009.1016	19,8	44,4
<i>Chaetophractus villosus</i>	PIMUZlab#2009.1013	20,6	43,7
<i>Chaetophractus villosus</i>	AAC-151	29,2	66,6
<i>Chaetophractus villosus</i>	AAC-152	40,7	82,0
<i>Chaetophractus villosus</i>	PI-1111-D2	36,0	86,6
<i>Chaetophractus villosus</i>	PE-1109-1D	43,7	95,2
<i>Chaetophractus villosus</i>	1539-JG	---	---
<i>Chaetophractus villosus</i>	PE-0910-D8	44,4	99,4
<i>Chaetophractus villosus</i>	PE-1409-1Da	41,2	97,1

Tabla III.1. Especímenes utilizados en la construcción de las secuencias de osificación de *Dasyopus* y *Chaetophractus*. Las medidas de longitud están en mm.

2.2. Construcción y descripción de las Secuencias de osificación de *Dasypus* y *Chaetophractus*.

En una primera instancia se realizó una descripción lo más completa posible de las secuencias de osificación del estilopodio, zeugopodio y autopodio tanto para *Dasypus* como para *Chaetophractus*, con el fin de proporcionar un panorama general de la esqueletogénesis de los miembros en ambos géneros. Se incluyeron los centros primarios de osificación, además de elementos difíciles de encontrar en otros grupos, como por ejemplo los huesos palmares y plantares. Aquellos elementos en los que no se registró osificación en ninguno de los estadios de la secuencia de embriones y crías, pero sí se encontraron como huesos en adultos, fueron considerados como de osificación más tardía y agrupados en un estadio final.

2.3. Análisis comparativo de las secuencias de osificación

Con el fin de identificar cambios en el orden de los eventos dentro de las secuencias de osificación en un marco filogenético, se llevó a cabo un análisis comparativo de las secuencias registradas en ambos géneros de xenartros en el contexto de los Theria. Este análisis comprende una serie de pasos que se resumen a continuación y se explican con mayor profundidad en las secciones siguientes, a la vez que se proporciona información detallada en el APÉNDICE. Primero, se incorporaron a los taxones de Xenarthra, *Dasypus* y *Chaetophractus*, representantes de los grupos principales de Theria cuyas secuencias de osificación fueran conocidas. Luego, mediante la utilización de la topología de árboles filogenéticos previamente establecidos, se realizó un mapeo filogenético utilizando caracteres provenientes de matrices construidas

a partir de la relación entre cada evento de osificación y los restantes en la secuencia de osificación de cada taxón. A partir de aquí, se utilizaron los caracteres mapeados para analizar la distribución general de los mismos en la filogenia, con el fin de determinar el nivel de conservación de las secuencias en los distintos grupos (método de event-pairing). Seguidamente, se reconstruyeron las secuencias de osificación de los nodos ancestrales, lo que permitió la identificación de los eventos sinapomórficos a lo largo de cada rama del árbol (método de event-pair cracking).

Se utilizaron este tipo de metodologías, que dependen de esquemas filogenéticos preestablecidos, debido a que la codificación de las secuencias en eventos apareados no permite su utilización como datos para generar hipótesis filogenéticas (Jeffery et al. 2002a; Maisano, 2002c, Sánchez-Villagra, 2002).

2.3.1. Taxones seleccionados

La secuencia utilizada para el género *Chaetophractus* se obtuvo a partir de datos de dos especies, *C. villosus* y *C. vellerosus*, ambas descritas en la sección Resultados. En el caso del género *Dasypus*, la secuencia se obtuvo a partir de especímenes de *D. hybridus* y se realizó una comparación cualitativa con los datos obtenidos por Hautier et al. (2010) para otras especies de *Dasypus*, con el fin de verificar que la secuencia sea representativa del género. Para realizar el análisis comparativo con el resto de los Theria, se obtuvieron secuencias de osificación provenientes de diversas fuentes bibliográficas cuyos autores y taxones bajo estudio se detallan en la Tabla III.2. La denominación taxonómica de las unidades fue actualizada siguiendo a Wilson & Reeder (2005). Se agregaron secuencias de dos taxones, *Monodelphis* y *Cryptotis*, que

fueron construidas a partir de especímenes clareados y teñidos con la misma técnica y depositados en el Paläontologisches Institut und Museum de la Universidad de Zürich, Suiza. Aunque la variabilidad intraespecífica registrada aquí es baja, ciertos eventos de osificación presentan conflictos ya que cambian su posición en la secuencia (e.g. la osificación de la patela). Al momento de realizar el análisis comparativo, esta variabilidad representa un problema ya que cada evento que cambia su posición genera una trayectoria potencial de osificación diferente y, por lo tanto, el número de secuencias para una sola especie se multiplica rápidamente. Para contrarrestar este efecto se establecieron secuencias consenso para cada taxón a partir de un criterio simple, propuesto en otros trabajos (Velhagen, 1997; Wilson et al., 2010), donde las posiciones relativas de cada evento son establecidas según lo que se observa en la mayoría de los especímenes de la secuencia.

Un total de 62 elementos se consideraron para la construcción de cada secuencia de eventos de osificación, 31 del miembro anterior y 31 del posterior. Sin embargo, debido a que ciertos elementos se agruparon en un solo evento de osificación (ver más abajo), el número de eventos total se redujo a 30, 15 del miembro anterior y 15 del posterior (Tabla III.3 y Tabla IV). En el caso de los huesos largos (estilopodio y zeugopodio, y metapodios y falanges) sólo se consideraron los centros de osificación originados en las diáfisis.

Taxón	N	Recurso	Técnica de detección de los centros de osificación
<i>Monodelphis domestica</i>	9	Este estudio	Alcian-Alizarina
<i>Didelphis marsupialis</i>	234	Nesslinger, 1956	Alizarina
<i>Dasyus hybridus</i>	37	Este estudio	Alcian-Alizarina
<i>Chaetophractus sp.</i>	21	Este estudio	Alcian-Alizarina
<i>Cryptotis sp.</i>	46	Este estudio	Alcian-Alizarina
<i>Rhabdomys pumilio</i>	62	Wilson et al. 2010	Alcian-Alizarina
<i>Cavia porcellus</i>	N/D	Curgy, 1965	Alizarina
<i>Mesocricetus auratus</i>	N/D	Curgy, 1965	Alizarina
<i>Mus musculus</i>	N/D	Curgy, 1965, Patton y Kauffman, 1995	Alizarina; Alcian-Alizarina
<i>Rattus norvegicus</i>	N/D	Curgy, 1965	Alizarina
<i>Macaca mulatta</i>	N/D	Curgy, 1965	Radiografía
<i>Pan troglodytes</i>	N/D	Curgy, 1965	Radiografía
<i>Homo sapiens</i>	N/D	Curgy, 1965	Radiografía
<i>Canis lupus</i>	N/D	Curgy, 1965	Alizarina, Radiografía
<i>Felis catus</i>	N/D	Curgy, 1965	Radiografía
<i>Sus scrofa</i>	N/D	Curgy, 1965	Alizarina
<i>Bos taurus</i>	N/D	Curgy, 1965	Radiografía
<i>Equus asinus</i>	N/D	Curgy, 1965	Radiografía

Tabla III.2. Recursos bibliográficos y técnicas empleadas en la detección de los centros de osificación en los taxones seleccionados de la literatura. **Referencias:** N, corresponde al número de ejemplares utilizados en la realización de la secuencia; N/D, sin datos.

En el miembro anterior se registró el comienzo de la osificación del húmero, radio, ulna, escafoides, lunar, piramidal, pisiforme, trapecio, trapecoide, magno y unciforme, todos ellos como elementos separados. Sin embargo, en el caso de los metacarpales y falanges, los elementos fueron agrupados acorde a un criterio de homología seriada, estableciéndose cuatro conjuntos: uno donde se agruparon todos los metacarpales, otro agrupando las falanges proximales, otro las falanges medias y un cuarto grupo reuniendo las falanges distales. El comienzo de la osificación de cualquiera de sus elementos integrantes se consideraba como el comienzo de la osificación del grupo. En el miembro posterior los elementos seleccionados fueron: fémur, tibia, fibula, patela, astrágalo, calcáneo, navicular, cuboides, entocuneiforme, mesocuneiforme y ectocuneiforme. Para los metatarsales y falanges se siguieron los mismos criterios que los aplicados en el miembro anterior.

Evento		Codificación
Comienzo de la osificación del Húmero	=	A
Comienzo de la osificación del Radio	=	B
Comienzo de la osificación de la Ulna	=	C
Comienzo de la osificación del escafoides	=	D
Comienzo de la osificación del lunar	=	E
Comienzo de la osificación del piramidal	=	F
Comienzo de la osificación del pisiforme	=	G
Comienzo de la osificación del trapecio	=	H
Comienzo de la osificación del trapecoide	=	I
Comienzo de la osificación del magno	=	J
Comienzo de la osificación del unciforme	=	K
Comienzo de la osificación del 1er metacarpal en osificar	=	L
Comienzo de la osificación del 1era falange proximal anterior en osificar	=	M
Comienzo de la osificación de la 1era falange media anterior en osificar	=	N
Comienzo de la osificación de la 1era falange distal anterior en osificar	=	O
Comienzo de la osificación del fémur	=	P
Comienzo de la osificación de la tibia	=	Q
Comienzo de la osificación de la fibula	=	R
Comienzo de la osificación de la patela	=	S
Comienzo de la osificación del astrágalo	=	T
Comienzo de la osificación del calcáneo	=	U
Comienzo de la osificación del navicular	=	V
Comienzo de la osificación del entocuneiforme	=	W
Comienzo de la osificación del mesocuneiforme	=	X
Comienzo de la osificación del ectocuneiforme	=	Y
Comienzo de la osificación del cuboides	=	Z
Comienzo de la osificación del 1er metatarsal en osificar	=	a
Comienzo de la osificación de la 1era falange proximal posterior en osificar	=	b
Comienzo de la osificación de la 1era falange media posterior en osificar	=	c
Comienzo de la osificación de la 1era falange distal posterior en osificar	=	d

Tabla III.3. Codificación de los elementos que se consideraron en el análisis de las secuencias de osificación.

Taxon		Taxon																	
		<i>Canis lupus</i>	<i>Felis catus</i>	<i>Sus scrofa</i>	<i>Bos taurus</i>	<i>Equus asinus</i>	<i>Rattus norvegicus</i>	<i>Mus musculus</i>	<i>Mesocricetus auratus</i>	<i>Cavia porcellus</i>	<i>Macaca mulatta</i>	<i>Pan troglodytes</i>	<i>Homo sapiens</i>	<i>Rhinomys puniceus</i>	<i>Cryptotis sp.</i>	<i>Dasyatis hybialis</i>	<i>Chelonoidis sp.</i>	<i>Morone domestica</i>	<i>Delphinus nasutus</i>
Elemento																			
A	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	2	1	1	
B	1	1	1	4	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	
C	1	1	1	3	2	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	2	1	1	
D	14	15	9	15	9	12*	14*	7**	12	7	9	23	12*	11*	6	8	4	9	
E	8	11	9	18	9	12*	14*	7**	14	13	8	20	12*	11*	5	8	5	?	
F	17	19	9	13	11	13	14	7	13	7	6	18	10	9	6	8	4	8	
G	7	9	13	22	9	13	14	7	11	9	10	25	13	11	7	7	6	17	
H	11	13	14	7	15	19	16	10	17	13	7	24	15	11	6	9	8	11	
I	13	16	11	21	12	20	14	11	18	12	14	24	15	11	7	9	7	11	
J	12	12	11	17	13	17	14	10	14	7	4	16	14	11	6	9	4	17	
K	10	10	9	14	11	14	14	8	12	7	2	16	10	10	6	8	3	10	
L	2	2	4	6	1	3	4	3	3	2	1	7	2	4	1	3	1	2	
M	3	5	3	8	3	5	5	4	7	2	1	8	4	7	4	4	1	3	
N	3	5	6	9	6	8	9	4	8	3	1	9	7	7	3	4	1	4	
O	2	2	2	6	1	4	7	3	3	4	1	7	5	2	1	1	1	1	
P	1	1	1	1	1	2	2	2	2	1	1	4	1	1	1	2	1	1	
Q	1	1	1	2	1	2	3	2	2	1	1	4	1	1	1	1	1	1	
R	1	1	1	5	7	2	3	2	2	1	1	5	1	1	1	1	1	1	
S	18	22	13	19	12	22	19	13	19	14	13	19	17	12	8	9	11	18	
T	5	8	7	11	8	11	11	6	10	6	2	13	9	7	4	6	5	12	
U	4	7	5	10	5	9	8	5	9	5	1	12	8	7	2	4	2	7	
V	9	14	10	17	11	15	18	11	16	10	12	22	16	13	7	8	10	15	
W	16	21	11	22	14	18	13	9	16	11	5	17	10	11	7	9	10	16	
X	15	20	12	20	14	21	17	11	18	10	11	21	15	14	9	9	10	14	
Y	12	18	11	12	10	18	15	8	16	8	3	15	14	9	6	8	10	13	
Z	6	17	8	16	9	16	15	7	15	8	3	14	11	11	6	8	9	13	
a	2	3	4	7	1	3	6	4	5	3	1	6	3	5	2	3	1	3	
b	3	0	3	8	4	7	10	5	0	3	1	11	8	0	4	4	1	0	
c	3	6	6	9	5	10	12	5	9	4	1	13	8	8	4	5	1	6	
d	2	4	2	7	1	6	7	3	4	4	1	10	6	3	1	1	1	5	

Tabla III.4. Secuencia de osificación de los elementos seleccionados en todos los taxones de mamíferos analizados. Los números indican la posición del evento en la secuencia de cada taxón. Referencias: *se ven dos centros que luego formarán un escafolunar; **se ve un solo centro en el escafolunar; ?=no se sabe si osifica o no se cuenta con información de la osificación del elemento.

2.3.2. Métodos event-pair (Smith, 1996) y event-pair cracking (Jeffery et al., 2002b)

La metodología de event-pairing o de eventos apareados, desarrollada por Smith (1996), e independientemente por Velhagen (1995) y Mabee y Trendler (1996), se divide en tres pasos: el primero consiste en construir matrices de eventos apareados para cada taxón. En un segundo paso se establece una filogenia de referencia independiente, obtenida de la bibliografía. Finalmente, se mapean los datos de eventos apareados en la filogenia de

referencia, con el fin de resaltar los cambios que pudiera haber en el tiempo relativo de cada par de eventos. Sin embargo, con esta metodología no se puede determinar si uno, o los dos, eventos se han movido, ni discernir la dirección del movimiento en la secuencia completa. De hecho, cuando hay muchos cambios se vuelve dificultoso distinguir los eventos que se han movido activamente de aquellos que solo lo han hecho en apariencia debido a que otros eventos han cambiado su relación con ellos (Jeffery et al., 2002b). Para sortear este problema, Jeffery et al. (2002b) han desarrollado el método de event-pair cracking, basado en el principio de que, a menos que los cambios sean muy pequeños, los eventos que se han movido durante la evolución, cambiarán sus relaciones temporales con muchos otros eventos. Por lo tanto, los cambios serán identificados solamente si son relativamente grandes y coherentes y si el número de sinapomorfías de eventos apareados es suficiente para establecer una base de comparación. Este método utiliza la misma matriz de eventos apareados que el de Smith (1996), y tiene tres pasos: primero se calcula el cambio relativo total para un evento a lo largo de una rama; luego los eventos son filtrados y se retienen sólo aquellos que muestran los cambios relativos más grandes; tercero, los cambios relativos de los eventos seleccionados del paso anterior son corregidos mediante el descarte de cambios que involucran otros eventos seleccionados en la segunda etapa. Estos pasos permiten la distinción entre eventos que se mueven activamente y aquellos que lo hacen solo de forma aparente (denominados *hitchhikers*).

2.3.2.1. Construcción de Matrices de eventos apareados

Una vez conocida la secuencia de osificación de los elementos seleccionados, se construye una matriz de eventos por eventos (ver APÉNDICE) en la cual se codifica la relación del momento de osificación de cada elemento respecto de la de todos los otros. Por convención los pares de eventos representan al evento de la fila primero y al de la columna después, y sólo se considera una mitad de la matriz, ya que en la otra se encontrarán los estados complementarios. Así, para n eventos habrá una cantidad de $(n^2-n)/2$ pares de eventos que se relacionarán. La relación entre los eventos es lo que se utilizará como carácter en el análisis y puede adoptar tres estados: **0**, cuando el evento A ocurre antes que el evento B; **1**, cuando el evento A ocurre simultáneamente con el evento B; **2**, cuando el evento A ocurre después que el evento B. Así, por ejemplo el comienzo de la osificación del pisiforme puede ocurrir antes (0), al mismo tiempo (1), o después (2) del comienzo de la osificación del escafoides.

2.3.2.2. Construcción de la Matriz de taxones por caracteres

Una vez obtenida la matriz de eventos apareados para cada taxón (un total de 18 matrices de 30 eventos por 30 eventos cada una y un total de 435 eventos apareados), se disponen los valores de estado de cada carácter ordenados en una sola fila, comenzando la celda de más arriba a la izquierda y continuando hacia la derecha y debajo. Así, en la matriz de taxones por caracteres, cada taxón con todos los estados de carácter de los eventos apareados ocupará una sola fila, y cada columna representará un par de

eventos cuya relación se verá reflejada por el valor de estado de carácter que se indique en la celda. Esta matriz se utilizará en el mapeo filogenético.

2.3.2.3. Filogenia de referencia

A partir de los taxones de la Tabla III.2 y III.4, se realizó un esquema filogenético que combina las topologías de diversas fuentes bibliográficas (Figura III.1; ver APÉNDICE). Se priorizaron las filogenias más recientes y las realizadas a partir de gran número de taxones. Así, se encuentran representados todos los grandes clados de Eutheria, excepto Afrotheria, grupo del que no existen publicaciones respecto a la osificación de los elementos considerados en este trabajo. El clado Laurasiatheria está representado por los géneros *Felis* y *Canis* (Carnivora), *Equus* (Perissodactyla), *Sus* y *Bos* (Cetartiodactyla), y *Cryptotis* (Eulipotyphla). El clado Euarchontoglires está representado por tres taxones de Primates (*Macaca*, *Pan* y *Homo*), y cuatro taxones de Rodentia (*Cavia*, *Mesocricetus*, *Rattus*, *Rhabdomys* y *Mus*). Los Xenarthra incluyen, como aporte original de este estudio, a *Dasypus* y *Chaetophractus*. Los Metatheria quedan representados por *Monodelphis* y *Didelphis*. Las relaciones entre los taxones pertenecientes al clado Rodentia fueron tomadas de Steppan et al. (2004) y Blanga-Kanfi et al. (2009). El resto los mamíferos fueron ubicados según las relaciones propuestas en el superárbol de mamíferos actuales publicado por Bininda-Emonds et al. (2007).

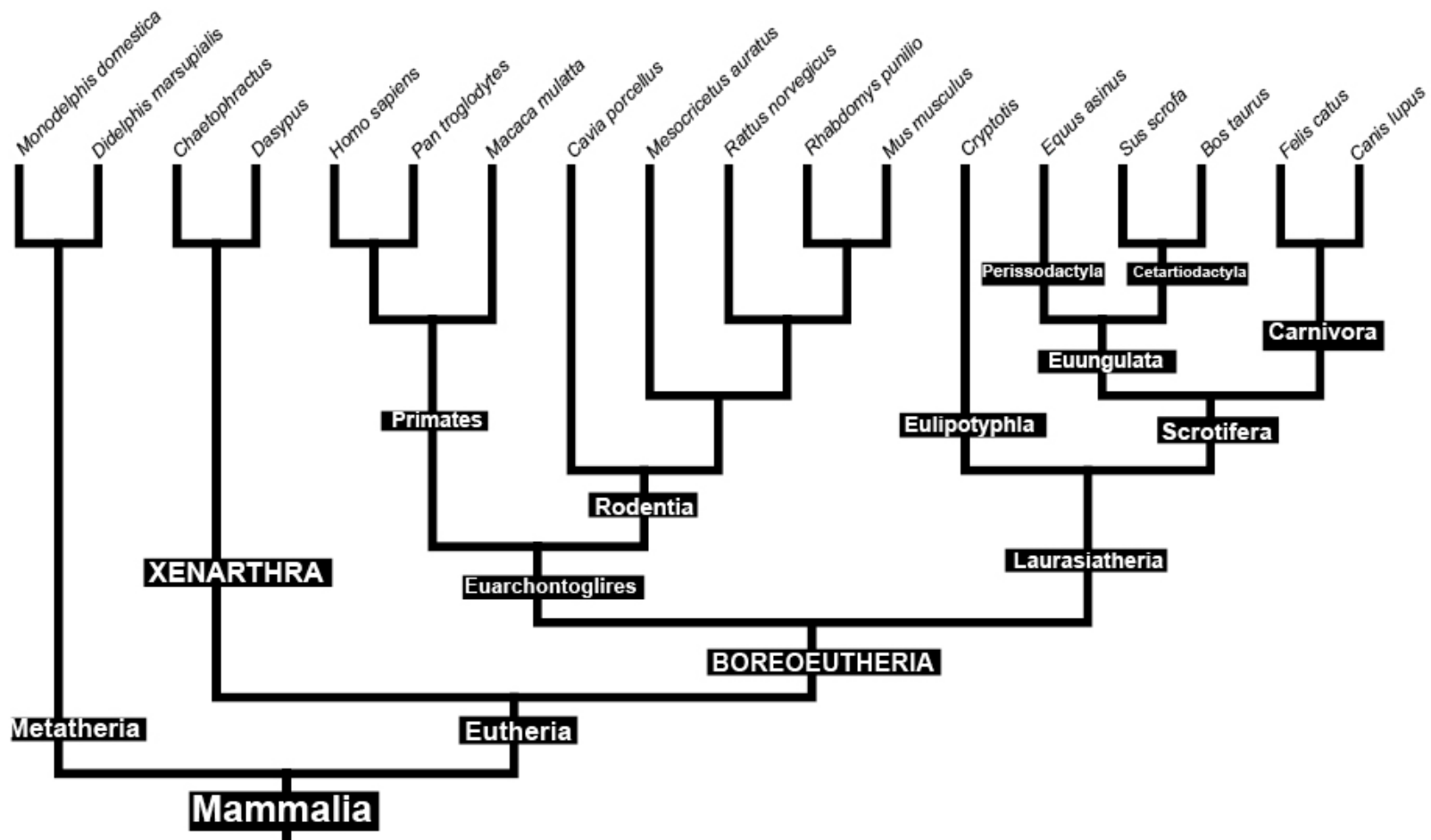


Figura III.1. Filogenia de referencia donde se mapearon los caracteres utilizando el modelo de parsimonia de estados ancestrales de Mesquite (Maddison y Maddison, 2010).

2.3.2.4. Mapeo de la matriz de caracteres en la filogenia de referencia (Smith, 1996)

Esta técnica se realiza aquí como una primera aproximación para determinar la distribución de los estados de carácter en la filogenia seleccionada. De esta manera se pueden identificar: (1) aquellos caracteres que fueron conservados (uniformes) en Mammalia; (2) aquellos caracteres que tienen un patrón único en un clado relativo al resto de los Mammalia; y (3) aquellos que muestran variabilidad en todos los taxones analizados. Tanto el primero como el último son distribuciones de caracteres de escaso valor filogenético. Los caracteres fueron mapeados mediante el módulo Parsimony Ancestral States de Mesquite (Maddison y Maddison, 2010), que utiliza el criterio de parsimonia para la reconstrucción de los estados ancestrales del carácter. Además los estados fueron tratados con el mismo peso y de forma desordenada.

La mayor desventaja de este análisis de eventos apareados proviene de la no-independencia de los caracteres que se analizan. Por ejemplo, si un evento cambia su posición relativa de forma significativa, se verá reflejado en el cambio de posición relativa de otros eventos. Por otro lado, se encuentran dificultades a la hora de establecer el límite que determina una diferencia significativa. En este caso se consideraron agrupamientos diferentes cada vez que el estado de carácter era único, o había hasta una inversión, para todo el agrupamiento y diferente al otro grupo considerado. Finalmente otro problema que surge de este tipo de codificación de caracteres es que la adición de un

taxón o carácter incrementa el tamaño de la matriz rápidamente, aumentando exponencialmente el volumen de datos.

2.3.2.5. Event-pair cracking (Jeffery et al., 2002b)

Una vez obtenidos los mapeos de todos los caracteres se realiza una reconstrucción de las secuencias ancestrales de cada nodo del árbol (ver APÉNDICE). Para ello se recuentan los estados de carácter para cada nodo que resultan del mapeo. Los estados se recodifican de manera tal que aquellos caracteres que presenten más de un estado o cuyo estado sea “1” (los dos eventos ocurren simultáneamente) se codifican como “?”. Esto se debe a que potencialmente un evento no puede ocurrir antes **y** después (o antes y simultáneamente, o simultáneamente y después) que otro evento en una sola secuencia, y a que la probabilidad de que dos eventos ocurran en simultáneo es muy baja (Smith, 1997). Después de corregir los estados de carácter para todos los nodos, se le asigna un puntaje a cada evento en cada nodo, que depende de la relación de ese evento con todos los otros de la secuencia. Para cada evento se utilizan todos los pares de eventos en los que participa y se suman dos tipos de valores: se suma un punto cada vez que el evento aparezca antes en un par de eventos y medio punto cada vez que la relación del mismo en el par de eventos sea incierta (“?”), no se suman puntos si el evento aparece después que su par. Una vez obtenido este puntaje para todos los eventos de la secuencia, se ordenan los eventos de mayor a menor valor. Así, los eventos con puntajes más altos se encontrarán más temprano en la secuencia y los eventos de valores más bajos serán más tardíos (ver

APÉNDICE). En los casos en que el puntaje sea el mismo se considera que son eventos que suceden al mismo tiempo.

Las secuencias obtenidas para cada nodo interno (secuencias ancestrales) y las secuencias de los nodos terminales (secuencias de los taxones terminales) son ahora utilizadas para analizar los cambios que suceden a lo largo de cada rama del árbol. Se realiza un procedimiento de tres pasos: primero se determinan cuáles son los eventos apareados que cambiaron entre un nodo y otro, a través de la transformación del estado de carácter. Estos eventos apareados pasan a ser sinapomorfías de eventos apareados. Aquellos cuyo estado ancestral y descendiente sea el mismo no se consideran (porque no hay cambio). Se determina el cambio relativo a partir tanto de la dirección como de la magnitud del cambio. Como los caracteres fueron tratados con el mismo peso, todos los cambios entre eventos apareados podrán adoptar el valor de +1 o -1. La dirección será positiva según haya un incremento (cuando el estado pasa de 0 a 1, de 1 a 2, o de 0 a 2), o negativa, cuando haya una disminución del valor del estado de carácter (cuando el estado pasa de 2 a 1, de 2 a 0, o de 1 a 0). El cambio absoluto se obtiene solamente a partir de la magnitud del cambio, sin importar la dirección. Una vez seleccionados los eventos apareados sinapomórficos de la rama, se determinan e individualizan los eventos que forman parte de estos eventos apareados. Para cada evento se calcula el cambio relativo total (CRT), que es la suma de los cambios relativos de todos los eventos apareados en los que participa. Primero se suman separadamente los cambios relativos del evento cuando es parte de una fila y cuando lo es de una columna. Luego se resta el primer valor (formando parte de una fila) menos el segundo (formando parte de una columna) (ver

APÉNDICE). Un valor de CRT negativo indica que el movimiento neto del evento ha sido hacia estadios más tempranos de la secuencia, mientras que valores positivos indican que se ha movido a etapas más tardías. Un $CRT=0$ indica que el evento no se ha movido en relación a otros eventos. También se calcula el cambio absoluto total (CAT) que es simplemente la suma del valor absoluto de los cambios relativos en los que participó un evento.

En un segundo paso se identifican los eventos que se han movido activamente. Según las premisas de esta metodología, los eventos que se mueven activamente mostrarán un patrón de cambio coherente y grande, reflejado en valores altos de CRT. Por el contrario, el resto los eventos deberían mostrar poco o ningún cambio (los que no se mueven), o cambios inconsistentes (los que se mueven en apariencia); en cualquiera de los dos casos los valores de CRT oscilarán cerca del 0. Por lo tanto, en este paso se filtrarán los eventos de manera tal que se seleccionarán aquellos cuyos valores de CRT sean mayores a un valor límite. En este trabajo se utilizó como límite la mediana de los valores absolutos de CRT de los eventos (Jeffery et al., 2002b). Sin embargo, la elección del límite es arbitraria, y se pueden utilizar otros métodos (como por ejemplo la media aritmética).

En el tercer paso se evalúan solamente los eventos seleccionados del paso anterior. Aquí se busca encontrar aquellos eventos que parecen haberse movido activamente pero solo lo han hecho en relación a otros eventos que se han movido de forma activa. En este paso se recalculan los CRT y CAT de todos los eventos seleccionados pero descartando los cambios que involucren otro evento seleccionado (ver APÉNDICE). De esta manera solamente queda

la información proveniente de los cambios que se registran para los eventos que se mueven activamente respecto de los eventos que no se seleccionaron.

Una vez que se identificaron los eventos que se han movido activamente en la secuencia, uno está en condiciones de hablar de cambios heterocrónicos en términos de dirección y magnitud, ambos proporcionados por los CRT de cada evento. También se calculó el valor J, que es el cociente entre el CRT ajustado y el CAT ajustado. Toma valores entre -1 y +1 e indica la coherencia de movimiento. Debido a que utiliza valores ajustados, el cociente J caracteriza solamente a los eventos que se han movido activamente respecto de los eventos no seleccionados. El valor -1 indica que el evento se ha movido netamente hacia etapas más tempranas y un valor de +1 indica que lo hizo hacia etapas más tardías.

3. RESULTADOS

3.1. Secuencia de osificación en *Dasypus hybridus*

En la Figura III.3 se esquematiza la secuencia de osificación de los 26 elementos seleccionados de la mano y los 27 elementos del pie, además del estilopodio y zeugopodio. Los especímenes han sido agrupados en estadios que se definieron según el grado de avance en el número de centros de osificación primarios registrados para los elementos seleccionados, los estadios con menor cantidad de osificaciones son los primeros y aquellos con el mayor número se ubican últimos. Sin embargo, también se tuvieron en cuenta los centros de osificación secundarios, originados en las epífisis de los huesos largos, y los sesamoideos desarrollados en la superficie palmar.

En *Dasyopus* el quinto metacarpal con su dedo se encuentra reducido (Schulthess, 1919); en el caso de *D. hybridus* esta reducción está representada por la aparición de dos elementos muy rudimentarios (Figura III.2).

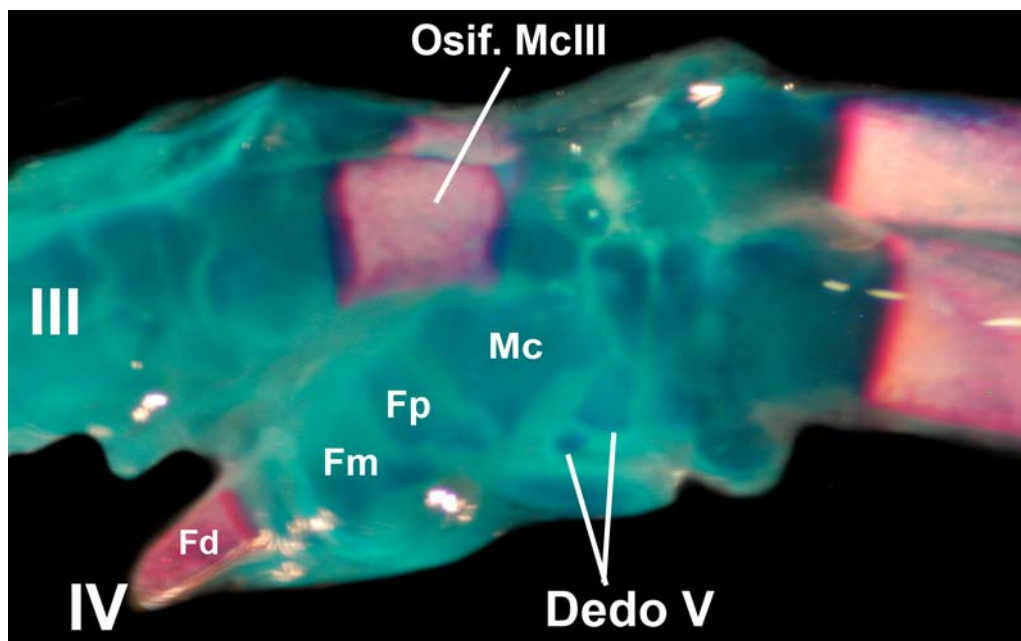


Figura III.2. Vista dorsolateral de la mano izquierda de un feto temprano de *D. hybridus* (Estadio 1). Referencias: Osif.= Osificación; los números romanos representan los dedos correspondientes. Las abreviaturas corresponden a las mismas definidas en la Figura II.1.

En los especímenes que representan el estadio más temprano registrado (Estadio 1) las diáfisis correspondientes al húmero, el radio y la ulna ya han comenzado a osificarse. Entre los elementos de la mano se registra osificación en las diáfisis de los metacarpales (Mc) II y III, y las falanges distales (Fd) de los dedos I a IV. En el miembro posterior el fémur, la tibia y la fibula ya se colorean con alizarina a lo largo de la diáfisis, y las Fd están completamente osificadas. En el siguiente estadio (Estadio 2) se registra el comienzo de la osificación de la región tarsal, a través del calcáneo, y de la región del metatarso, a través de los metatarsales (Mt) II, III y IV. A ello le sigue (Estadio 3) el comienzo de la osificación de la región de falanges medias (Fm) de la

mano, osificando la Fm II. Luego (Estadio 4) se suman las osificaciones del Mc IV, las falanges proximales (Fp) II, III y IV, y las Fm III y IV de la mano; mientras que en el pie continua la osificación del tarso, sumándose el astrágalo, y osificaciones correspondientes al Mt V, Fp y Fm II, III y IV. En un estadio más avanzado (Estadio 5), del miembro anterior sólo se adiciona la osificación de la diáfisis del Mc I. En el miembro posterior osifican el Mt I, la Fp I y las Fp y Fm del dedo V, completándose así las osificaciones primarias en los dedos del pie. Posteriormente (Estadio 6), se suma la osificación de la Fp I de la mano, seguida de la osificación del primer elemento del carpo, el lunar. El Mc V, muy reducido, es el elemento que osifica a continuación. Luego el escafoides, piramidal, trapecio, magno y unciforme osifican en la mano, mientras que el ectocuneiforme y el cuboides lo hacen en el pie. Le siguen el trapezoide en la mano y el navicular y entocuneiforme en el pie. El pequeño elemento que completa la serie en los dedos de la mano, la Fp V, osifica a continuación. El pisiforme es el último carpal en osificar, y es seguido por la osificación que corresponde al hueso palmar y la patela. El último tarsal en osificar es el mesocuneiforme, el elemento más pequeño del tarso. Finalmente, se registra la aparición de un centro de osificación que corresponde al hueso plantar.

Como puede verse en la figura, algunos elementos mostraron cierta variabilidad, especialmente las osificaciones realizadas en el seno de los tendones (e.g. la patela y el hueso palmar), y aquellos elementos correspondientes a los dedos más externos, tanto de la mano (Mc I), como del pie (Mt V, Fp V).

Estadio (N)	H	R	U	Mc II	Mc III	Fd I	Fd II	Fd III	Fd IV	F	T	Fb	Fd I	Fd II	Fd III	Fd IV	Fd V	C	Mt II	Mt III	Mt IV	Fm II	Mc IV	Fp II	Fp III	Fp IV	Fm III
1 (3)																											
2 (2)																											
3 (1)																											
4 (1)																											
5 (2)																											
6 (1)																											
7 (1)																											
8 (2)																											
9 (1)																											
10 (6)																											
11 (2)																											
12 (1)																											
13 (2)																											
14 (2)																											
15 (1)																											
16 (2)																											
17 (1)																											
18 (1)																											
19 (1)																											
20 (1)																											
21 (2)																											
22 (1)																											

Figura III.3. Secuencia de osificación de elementos seleccionados de *D. hybridus*. (continúa en la página siguiente). Los colores correspondientes a las falanges indican si se ubican en el autopodio anterior (verde) o posterior (anaranjado). El azul indica la presencia del centro de osificación en el estadio. N=Número de especímenes.

[illegible]

(cont.) **Figura III.3.** Secuencia de osificación de elementos seleccionados de *D. hybridus*.

3.2. Secuencia de osificación en *Chaetophractus vellerosus*

En la Figura III.4 se esquematiza la secuencia de osificación de 63 elementos seleccionados, 28 correspondientes al autopodio anterior y 28 elementos al posterior, además del estilopodio y zeugopodio de ambos miembros. Los criterios utilizados para definir los estadios fueron los mismos que para *D. hybridus*. También se registraron centros de osificación secundarios y sesamoideos. Es importante destacar que entre los elementos correspondientes a los dedos, la resolución de la secuencia es muy baja, sin embargo su inclusión ayuda a contextualizar la secuencia de otros elementos, como los correspondientes a las regiones carpal y tarsal.

En el estadio más temprano (Estadio 1) se registran las siguientes osificaciones: en el miembro anterior, ya se encuentran osificados el húmero, radio, ulna, los cinco metacarpales, y las falanges de los cinco dedos. En el miembro posterior, están osificados el fémur, la tibia, la fíbula, la patela, los cinco metatarsales, las falanges de los cinco dedos y los elementos más grandes del tarso, el astrágalo y el calcáneo. A continuación (Estadio 2), osifica el primer elemento del carpo, el pisiforme. Posteriormente, osifican en el miembro anterior el escafoides, el lunar, el piramidal y el unciforme, mientras que en el miembro posterior, lo hacen el navicular, el cuboides y el ectocuneiforme (Estadio 3). Luego (Estadio 4), se registran tres centros de osificación en la región carpal, uno de ellos correspondiente al magno, mientras que los otros dos se encuentran dentro del cartílago correspondiente al trapecio-trapezoide. En el tarso aparecen nuevas osificaciones correspondientes al entocuneiforme y mesocuneiforme. A continuación, se registra la osificación del prehallux (Estadio 5). Finalmente (Estadio 6,

representado por los adultos), osifican los centros correspondientes a los huesos palmar y plantar, y la patela.

Por el momento, no se observaron elementos que sean de posición variable dentro de la secuencia.

Estadio (N)	H	R	U	Mc I	Mc II	Mc III	Mc IV	Mc V	Fp I	Fp II	Fp III	Fp IV	Fp V	Fm II	Fm III	Fm IV	Fm V	Fd I	Fd II	Fd III	Fd IV	Fd V	F	T	Fb	A	C	Mt I	Mt II	Mt III	Mt IV
1 (5)																															
2 (1)																															
3 (1)																															
4 (1)																															
5 (1)																															
6																															

Figura III.4. Secuencia de osificación de elementos seleccionados de los miembros anterior y posterior de *Chaetophractus vellerosus* (continúa abajo). Los colores corresponden a los mismos que la Figura 1. N=Número de especímenes.

Mt V	Fp I	Fp II	Fp III	Fp IV	Fp V	Fm II	Fm III	Fm IV	Fm V	Fd I	Fd II	Fd III	Fd IV	Fd V	Pi	Sc	Lu	Pr	Un	Nv	Ec	Cb	Tz-Td	Mg	En	Me	PreHall	CP	Pt	CPI

(cont.) **Figura III.4.** Secuencia de osificación de elementos seleccionados de los miembros anterior y posterior de *Chaetophractus vellerosus*.

3.3. Secuencia de osificación en *Chaetophractus villosus*

Se incluyeron también los 63 elementos en la secuencia (Figura III.5), siete elementos registrados en estilopodios y zeugopodios, 28 elementos en el autopodio anterior y 28 en el posterior. Los criterios seguidos para delimitar los estadios fueron los mismos que para *D. hybridus*. A diferencia de lo que sucede en *C. vellerosus*, la secuencia de *C. villosus* tiene una resolución mejor en cuanto a los elementos constituyentes de los dedos, sin embargo, no es así para los elementos que componen las regiones del carpo y tarso.

Los especímenes del primer estadio presentaban solamente las diáfisis de los fémures osificadas (Estadio 1). Seguidamente aparecen osificadas las cinco Fd de la mano, y en el pie, se registran osificaciones en la tibia, fibula y todas las Fd (Estadio 2). Posteriormente (Estadio 3), se adicionan las osificaciones de las diáfisis del húmero, radio y ulna. Luego osifican los Mc II y III, y los tres Mt centrales (Estadio 4). En un estadio más tardío (Estadio 5) osifican los Mc I y IV, y el resto de las falanges de las manos. En el miembro posterior comienza a osificar la región tarsal por medio del calcáneo; además osifican el Mt I y las Fp I y II. Luego aparecen osificaciones del miembro posterior que completan las falanges de los dedos (Estadio 6). Más tarde aparecen osificados el Mc V, el astrágalo y el Mt V (Estadio 7), seguidos del primer carpal en osificar, el pisiforme (Estadio 8). Osifica después el navicular en el pie (Estadio 9). En el último estadio (Estadio 10, representado por los adultos) aparecen osificados el resto de los elementos, a saber: en el miembro anterior, el escafoides, lunar, piramidal, trapecio-trapezoide, magno, unciforme y hueso palmar; en el miembro posterior, el entocuneiforme, el mesocuneiforme, el ectocuneiforme, el cuboides, el hueso plantar, el prehallux

y la patela. No se puede determinar si el elemento correspondiente al trapecio-trapezoide se origina a partir de uno o dos centros de osificación, debido a que el estadio final (Estadio 10) está representado por adultos y subadultos donde no se pueden diferenciar los dos centros por separado.

3.4. Event-pairing

Un total de 435 eventos apareados fueron mapeados directamente en la filogenia preestablecida, detectándose tres tipos de patrones diferentes de distribución de los caracteres (Figura III.6). El patrón más frecuente obtenido muestra una clara homogeneidad de los estados de carácter a lo largo del árbol (74% de los eventos apareados). Por otro lado, si se agregan a ellos los caracteres que no mostraron un patrón claro de distribución a lo largo de la filogenia (20,9% de los eventos apareados), el 94,9% de los caracteres mapeados resulta ser no informativo. El 5,1% restante (21 eventos apareados), incluye eventos apareados caracterizando Eutheria respecto a Metatheria, y Carnivora, Boreoeutheria, Primates y el clado *Rhabdomys* + *Mus* respecto al resto de Mammalia. No se registraron eventos únicos para el clado Xenarthra. Entre los 322 eventos apareados de distribución uniforme se incluyeron aquellos donde aparecía hasta una reversión del carácter en un taxón, siendo 40 las autapomorfías. De ellas, 12 pertenecen a *Equus asinus*, 6 a *Macaca mulatta*, 3 a *Chaetophractus*, 3 a *Dasypus*, 3 a *Canis lupus*, 1 a *Cryptotis*, 2 a *Monodelphis domestica*, 3 a *Didelphis marsupialis*, 2 a *Pan troglodytes*, 3 a *Homo sapiens*, 2 a *Sus scrofa*.



Figura III.6. Patrones de distribución de estados de carácter registrados para todos los eventos apareados que se mapearon en la filogenia preestablecida. A) Condición 1. Ejemplificado por el par de eventos “osificación del calcáneo” vs. “osificación de la patela”. La distribución es uniforme. B) Condición 2. Ejemplificado por el par de eventos “osificación del entocuneiforme” vs. “osificación del trapezoide”. Uno de los estados (0) es característico de Euarchontoglires. C) Condición 3. Ejemplificado por el par de eventos “osificación del unciforme” vs. “osificación del lunar”. No se observa un patrón claro de distribución.

Referencias: Estado de carácter “0” (primer evento del par aparece antes que el segundo evento del par), representado por el color blanco. Estado de carácter “1” (primer evento del par sucede simultáneamente con el segundo evento del par), representado en gris. Estado de carácter “2” (primer evento del par sucede después que el segundo evento), representado en negro.

3.5. Event-pair cracking

En la Figura III.7 se presentan los eventos sinapomórficos de heterocronía a lo largo de la filogenia de Mammalia.

En Metatheria los eventos sinapomórficos son cinco: tres de ellos son retrasos (osificación del magno, astrágalo y ectocuneiforme) y dos adelantamientos (pisiforme y trapezoide).

Eutheria se caracteriza por dos eventos sinapomórficos, el retraso de la osificación del magno y el adelantamiento de la osificación del navicular.

Los eventos sinapomórficos de Xenarthra incluyen las osificaciones tardías del escafoides, unciforme y navicular, mientras que los eventos que se mueven a etapas más tempranas son las osificaciones del lunar, calcáneo y cuboides. *Chaetophractus* es el taxón con mayor cantidad de eventos autapomórficos. De los 13 eventos totales, ocho corresponden a osificaciones que se mueven hacia etapas más tardías (húmero, radio, ulna, lunar, piramidal, trapecio, magno, unciforme), y cinco a osificaciones tempranas (falanges distales posteriores, pisiforme, falanges distales anteriores, patela y navicular). En *Dasypus* hay ocho eventos sinapomórficos, cuatro osificaciones que se retrasan (piramidal, pisiforme, unciforme, falanges proximales anteriores), y cuatro que se adelantan en la secuencia (trapezio, magno, metacarpales, falanges distales anteriores, falanges distales posteriores).

En el ancestro de los Boreoeutheria se producen tres eventos sinapomórficos, el adelantamiento de los metacarpales, del entocuneiforme y de las falanges proximales posteriores.

Hacia el ancestro de los Euarchontoglires se producen seis eventos sinapomórficos, dos de ellos son retrasos (trapecio y falanges distales posteriores), y cuatro adelantamientos (magno, metacarpales, falanges proximales anteriores, entocuneiforme). Entre los Primates hay dos retrasos en la secuencia del ancestro (el lunar y las falanges distales posteriores) y tres adelantamientos (falanges medias anteriores, mesocuneiforme y ectocuneiforme). El ancestro de Rodentia presenta cinco eventos sinapomórficos, tres de ellos son retrasos (fémur, tibia y fíbula) y dos adelantamientos (húmero y pisiforme).

En el ancestro de los Laurasiatheria no se encontraron eventos sinapomórficos. Sin embargo, los Eulipotyphla, representados solamente por *Cryptotis*, registran 11 movimientos, seis retrasos (escafoides, lunar, falanges proximales anteriores, falanges medias anteriores, navicular y cuboides), y cinco adelantamientos (trapecio, trapezoide, astrágalo, ectocuneiforme).

El ancestro de Scrotifera reúne siete eventos sinapomórficos, el retraso de las osificaciones del piramidal, las falanges medias anteriores y el entocuneiforme, y el adelantamiento de las osificaciones del pisiforme, trapezoide, las falanges distales anteriores y el cuboides. El ancestro de Euungulata presenta cinco cambios, dos retrasos (trapecio y falanges medias anteriores), y tres adelantamientos (piramidal, patela y calcáneo). En los Perissodactyla, representados por *Equus asinus*, hay nueve cambios, tres retrasos (ulna, unciforme y fíbula) y seis adelantamientos (pisiforme, metacarpales, falanges distales anteriores, patela, metatarsales, falanges distales posteriores). El ancestro de Cetartiodactyla reúne únicamente los adelantamientos del pisiforme y del mesocuneiforme.

La secuencia ancestral de Carnivora presenta cinco cambios, tres movimientos hacia etapas tardías (escafoides, piramidal y las falanges proximales posteriores), y dos hacia etapas más tempranas (pisiforme y trapecio).

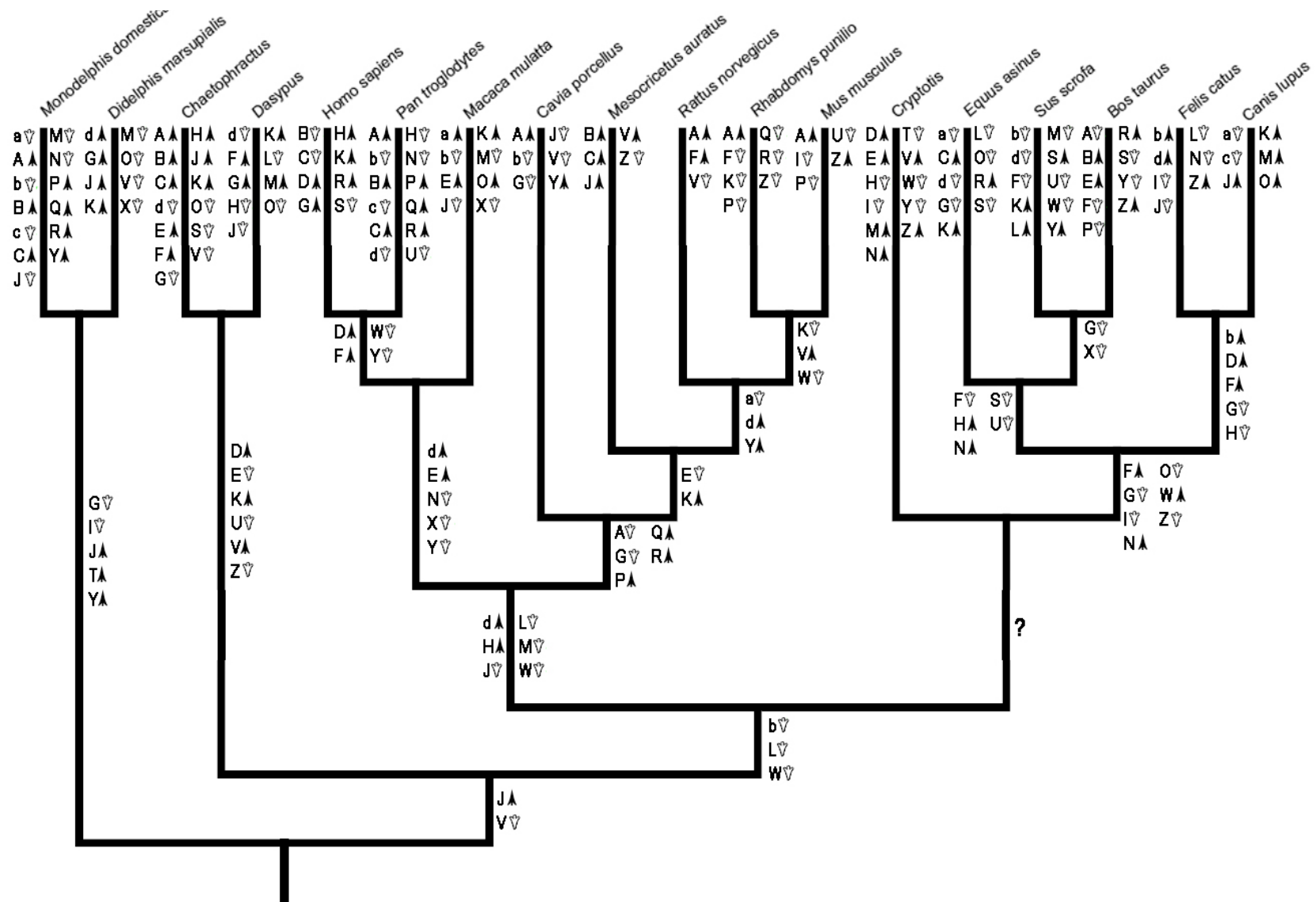


Figura III.7. Eventos sinapomórficos en la filogenia de referencia de Mammalia. Referencias: las letras corresponden a eventos que están codificados en la Tabla III.3. Las puntas de flecha negras (apuntan hacia arriba) indican que el evento se movió hacia etapas más tardías de la secuencia, mientras que las puntas de flecha blancas (apuntan hacia abajo) indican que el evento se movió hacia etapas más tempranas. Los nombres de los nodos son proporcionados en la Figura III.1.

4. DISCUSIÓN

Trabajos previos referidos a esqueletogénesis del cráneo y postcráneo en mamíferos, proponen patrones de osificación bastante conservados a lo largo de la filogenia (Sánchez-Villagra et al., 2008; Hautier et al., 2011). Sin embargo, algunos cambios se ven reflejados en eventos cladogenéticos de gran importancia, como por ejemplo los de la dicotomía entre marsupiales y placentarios (Sánchez-Villagra, 2002; Smith, 1997). El gran porcentaje de eventos apareados que resulta en una distribución homogénea en la filogenia utilizada en este estudio (el 74%) se traduce en un alto grado de conservación de las secuencias y, por lo tanto, es coincidente con las propuestas de trabajos previos. Sin embargo, tanto en *Chaetophractus* como en *Dasypus* la heterocronía ha jugado un papel en el desarrollo del esqueleto. En ambas especies se registra la osificación temprana de las falanges distales de ambos autopodios. De acuerdo con esto, Hautier et al. (2011) caracterizan a Xenarthra, entre otros sucesos, por el comienzo temprano de la osificación de las falanges manuales; sin embargo, bajo este carácter agrupan todos los elementos de los dedos. Luego, en el mismo trabajo, reportan la osificación temprana de las falanges distales pero solo a partir del análisis con Parsimov (Jeffery et al., 2005), la metodología más conservadora de las dos que utilizan. En el presente estudio, donde los agrupamientos han sido diferentes, también se encuentra en *Dasypus* y *Chaetophractus* un adelantamiento en la osificación de las falanges distales de la mano, de forma que coincide con la información presentada por Hautier et al. (2011) con Parsimov.

Entre los carpales, el primero en osificar en *Chaetophractus* es el pisiforme, el elemento de mayor tamaño de la región, mientras que el último es el magno, el más pequeño. En *Dasypus* sucede algo similar en el carpo, siendo el lunar el de mayor tamaño y el primero en osificar, y el pisiforme, de tamaño relativo mucho menor que en *Chaetophractus*, el último en hacerlo. Nuevamente, en la región tarsal de ambos taxones los elementos de mayor tamaño, el astrágalo y el calcáneo, son los primeros en osificar. Entre los últimos se ubican el mesocuneiforme y el entocuneiforme, los de menor tamaño relativo también en ambos taxones. Aunque la resolución correspondiente a la secuencia de osificación en los metapodios y falanges es relativamente baja tanto en *Dasypus* como en *Chaetophractus*, generalmente se repite la misma situación, siendo los elementos de mayor tamaño en cada región (metapodios, falanges proximales, falanges medias y falanges distales) los primeros en osificar, y los más reducidos los últimos en hacerlo. Por ejemplo, en *Chaetophractus*, las falanges proximales del pie osifican en el orden $FpI=FpII > FpIII=FpIV=FpV$, siendo las falanges proximales de los dedos uno y dos más largas que las otras tres. Esto apoya la hipótesis propuesta por Huxley (1932), y mencionada en otros trabajos (e.g. Sánchez-Villagra et al., 2008; Wilson et al., 2010), que sostiene que el inicio de la formación de un órgano está en relación con su tamaño en el estado adulto. Según Alberch et al. (1979), a medida que la aparición de un elemento es retrasado en la ontogenia, la probabilidad de que pueda desaparecer en la ontogenia de los descendientes aumenta. Así, por ejemplo en *Dasypus*, los elementos correspondientes al quinto dedo, muy reducido, se retrasan de forma tal que comienzan a osificar inclusive luego del

comienzo de la osificación de los carpales (Figura III.3). Por fuera de los Xenarthra, *Equus* es un ejemplo interesante que apoya esta hipótesis, ya que la osificación de los grupos correspondientes a los dedos y metapodios están representadas esencialmente por el comienzo de la osificación de los elementos que conforman el tercer dedo, que adquiere un desarrollo notable. Los eventos sinapomórficos recabados para *Equus* (Figura III.7), están asociados a adelantamientos temporales de los elementos correspondientes a los metacarpales, metatarsales y falanges vinculados a la línea central de la mano y el pie. Entre los elementos que se retrasan en la secuencia se encuentra la fíbula, muy reducida en el adulto.

Algunos trabajos afirman que el tamaño relativo de los elementos, si bien en muchos casos es un buen predictor del orden en que osifican los elementos, no siempre concuerda (Maisano, 2002a). Sin embargo, ningún estudio (incluyendo el presente) ha realizado un análisis cuantitativo que correlacione estas dos variables, debido probablemente a la dificultad que presenta la estimación de los tamaños relativos en un feto. A su vez, si se pretenden estimar los tamaños relativos en los fetos a partir de los adultos debe considerarse el crecimiento secundario que sufren los huesos largos (como los metapodios y falanges), y la presencia de osificaciones apofiseales independientes de los centros de osificación primarios. Las últimas corresponden a osificaciones que se forman en la superficie del cartílago o hueso en relación a una inserción muscular o de tejido conectivo; estas osificaciones se terminan fusionando con el resto del hueso y en el esqueleto adulto son indistinguibles (Maisano, 2002a).

Una hipótesis alternativa subraya la importancia de la función de los elementos que osifican: aquellos implicados en una función crucial tenderán a osificar antes en la secuencia (Strauss, 1992; Mabee et al., 2000). En peces, por ejemplo, los huesos del cráneo asociados a la alimentación y la respiración osifican tempranamente (Mook, 1977). Así, el retardo en la osificación del quinto dedo de *Dasypus*, podría estar relacionado a su menor importancia funcional respecto a los otros, ya que este dedo no es visible externamente en el adulto (Wetzel y Mondolfi, 1979) y por lo tanto es muy improbable que tenga una participación significativa en las actividades cursoriales y/o de excavación. El retardo de la osificación del pisiforme sería compatible con la misma situación en cuanto sobre él se inserta, entre otros, el *abductor digiti minimi*, en relación directa con el movimiento del quinto dedo. De la misma manera, en *Equus*, el eje de sostén corporal pasa por el tercer dedo (condición mesaxónica) y todos los elementos que lo conforman osifican en etapas relativamente tempranas.

Varios trabajos de esqueletogénesis en reptiles proponen una compartimentalización del esqueleto durante su osificación (Rieppel, 1992, 1993). En cada compartimento la secuencia sigue una trayectoria que no se modifica, aunque cierta variabilidad es reportada, mientras que los cambios se identifican entre los compartimentos. Así, para el estudio de la osificación de *Lacerta vivipara*, Rieppel (1992) ha dividido, a gran escala, el esqueleto en una serie de compartimentos: el cráneo, las vértebras, las cinturas escapular y pélvica, el miembro anterior y el posterior, excepto los carpales y tarsales que formarían compartimentos individuales. En los miembros de *Alligator mississippiensis*, Rieppel (1993) identifica el carpo y el tarso como dos

compartimentos que siguen trayectorias de desarrollo diferentes. El carpo comienza a osificar antes que el tarso, sin embargo, el tarso termina de osificar antes, lo que significaría que en el tarso hay una mayor tasa de osificación (Rieppel, 1993). En el presente estudio en Dasypodidae se reconocen una serie de compartimentos en el autopodio de los mamíferos, donde la trayectoria de osificación obedece esencialmente al tamaño de los elementos cartilaginosos que conforman el compartimento, comenzando por los elementos más grandes. En la región del acropodio, se identifican cuatro compartimentos, los elementos que conforman los metapodios, los que conforman las falanges proximales, las medias, y las distales. En el mesopodio, sin embargo, no se ha logrado inferir, a partir de las secuencias de osificación, si existen uno o más compartimentos, probablemente debido a que esta es una región compleja en términos de evolución y desarrollo. En este sentido, es importante destacar que el autopodio de tetrápodos no se originó a partir de la transformación de elementos esqueléticos distales de aletas, sino que consiste en una serie nueva de elementos con solo unos pocos homólogos en las aletas de los ancestros de los tetrápodos, entre ellos el ulnar (piramidal) y el intermedio (lunar) (Wagner y Chiu, 2001). De esta manera, el mesopodio estaría conformado por una combinación de elementos homologables a los segmentos distales de las aletas de los ancestros de tetrápodos más otros neomórficos.

Según Maisano (2002a, 2002b), los modelos morfogenéticos no pueden ser utilizados para rechazar hipótesis de homologías entre elementos osificados cuando las secuencias de osificación difieren de las predicciones realizadas por aquellos modelos. Esto se basa en la independencia que

existe entre los patrones morfogenéticos y los de osificación (Maisano, 2002a, 2002b; Rieppel, 1992, 1993). Así, en *Chaetophractus*, el trapecio-trapezoide está compuesto por un solo elemento cartilaginoso y, sin embargo, dos centros de osificación se forman en su interior, indicando que la supuesta (y correcta) homología de este elemento con el trapecio y el trapezoide no sólo se basa en la posición de ellos respecto del elemento único, sino en la cantidad de centros de osificación que los forman. Estadios más tempranos de *Chaetophractus* podrían confirmar si existe o no una fusión de elementos cartilaginosos o precartilaginosos.

Capítulo IV

Madurez esquelética y tegumentaria de los armadillos recién nacidos

1. ANTECEDENTES

Los armadillos, presentan una combinación de rasgos en el esqueleto postcraneal que los diferencia de otros mamíferos: una reducción en el número de vértebras toracolumbares (Sánchez-Villagra et al., 2007; Galliari et al., 2010); articulaciones intervertebrales suplementarias o xenatrales, en la región posterior de las vértebras dorsales (Gaudin, 1999); un sinsacro formado por la fusión de ileones e isquiones a las vértebras sacras y a un número variable de vértebras de la región caudal que se sacralizan; costillas esternales osificadas y una tibia-fíbula representada por la fusión de los extremos de estos elementos (Flower, 1885).

Otro rasgo distintivo íntimamente ligado al esqueleto es la presencia de osteodermos (biomineralizaciones dentro de la dermis), que forman una cobertura dorsal protectora, recubierta por escamas córneas. Los escasos pelos del dorso emergen por forámenes en el espesor del osteodermo (forámenes en su cara expuesta) y de los intersticios que dejan entre sí las escamas córneas que cubren el osteodermo (Scillato-Yané, 1982). Los osteodermos cubren el dorso de la cabeza (escudete cefálico), el tronco (coraza dorsal) y envuelven la cola (estuche caudal), excepto en el género *Cabassous*. La coraza dorsal se subdivide en un escudo escapular, una región de bandas móviles y un escudo pélvico. Además, los osteodermos pueden

estar presentes en el tegumento del rostro, de la región ventral del tronco y de los miembros; sin embargo, en estas áreas no se llegan a formar escudos continuos (solo apenas insinuados en algunas especies de *Dasypus*) y la relación con las escamas córneas es variable (Ciancio y Carlini, 2008; Carlini et al., 2005, 2009, 2010; Ciancio et al., 2012). La ornamentación de los osteodermos varía entre las distintas especies y ha sido utilizada en las clasificaciones sistemáticas del grupo (e.g. Ameghino, 1889; Scillato-Yané, 1982; Carlini y Scillato-Yané, 1996; Ciancio y Carlini, 2008, Carlini et al., 2009).

El hecho de ser los únicos mamíferos vivos con osificaciones dérmicas, convierte al tegumento de los armadillos en un ensamblaje único, en el cual coexisten estructuras glandulares complejas asociadas a folículos pilosos, osificaciones dérmicas y escamas córneas. Histológicamente, los osteodermos de los armadillos están constituidos por tejido óseo compacto con osteonas primarias y secundarias. Además, presentan laminillas óseas dispuestas concéntricamente alrededor de grandes cavidades, las cuales alojan principalmente tejido adiposo, folículos pilosos, glándulas sudoríparas y glándulas sebáceas (Fernández, 1931; Hill, 2006; Krmpotic et al., 2009). Asimismo, en dichas cavidades se identificaron elementos de médula ósea roja (Weiss y Wislocki, 1956; Vickaryous y Hall, 2006; Krmpotic et al., 2009). El patrón antes descrito sería general para los Dasypodidae; sin embargo, se demostraron amplias diferencias en la conformación histológica entre *Dasypus spp.* (Dasypodinae) y *Chaetophractus villosus* (Euphractinae) (Ciancio et al., 2007; Krmpotic et al., 2009).

Algunos trabajos estudiaron ciertos aspectos del sistema tegumentario de ejemplares jóvenes, de fetos y de embriones de *Dasypus novemcinctus*

(Fernández, 1922; Cooper, 1930, Vickaryous y Hall, 2006), y en menor medida de *Chaetophractus villosus* (Fernández, 1931). Sin embargo, no existían trabajos que comparen la morfología de las distintas estructuras de la piel (dorsal y ventral) entre especies diferentes, ni que aborden la cronología del desarrollo comparado de estructuras homólogas interespecíficas.

El objetivo de este capítulo es describir comparativamente el sistema esquelético postcraneal de neonatos de *Dasypus hybridus* y *Chaetophractus vellerosus*, contrastar el estado de su desarrollo respecto del sistema tegumentario, y analizar si los distintos componentes del sistema esquelético presentan en su ontogenia asincronías interespecíficas.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

Para el estudio de los elementos postcraneales se utilizaron dos especímenes neonatales, uno de *Chaetophractus vellerosus* (AAC-146) y uno de *Dasypus hybridus* (JG-0209-D2), depositados en el Departamento de Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata. Estos ejemplares fueron procesados con la misma técnica de aclaramiento y doble tinción, para evidenciar cartílago y hueso, descripta en el Capítulo III. La determinación de los puntos de osificación y su grado de avance se registró mediante la manifestación más temprana de rojo de alizarina en las muestras, observadas bajo lupa Nikon SMZ645.

El estudio del tegumento incluyó, además de los mismos dos ejemplares que se utilizaron para el estudio del postcráneo, otro neonato de *C. vellerosus* (PIMUZlab#2008.136), también depositado en la División de Paleontología de

Vertebrados del Museo de La Plata. El ejemplar se encontraba parcialmente desarticulado por lo que no se le pudieron tomar medidas de tamaño absoluto ni fotografiar.

Los recién nacidos se encontraban fijados en formaldehído al 5% y conservados en etanol al 70%. De cada espécimen se tomaron pequeñas porciones (25-30 mm²) del escudo cefálico y de las distintas regiones de la coraza dorsal. Para lograr la descalcificación de eventuales osificaciones se llevaron a cabo dos técnicas, algunos especímenes fueron tratados con solución de Bouin, por un periodo de una semana, y otros con solución descalcificante EDTA, por un periodo de cinco días. Una vez descalcificados los tejidos fueron deshidratados usando concentraciones crecientes de etanol desde el 70% al 100%. Luego los materiales fueron embebidos en parafina. Se realizaron más de 400 cortes histológicos seriados de 3 µm de espesor, paralelos al plano sagital. La realización de cortes seriados permite reconstruir la morfología de las estructuras tegumentarias minimizando los errores de interpretación. Con la finalidad de obtener la mayor información posible de los diferentes componentes tegumentarios, los cortes fueron coloreados con H-E, Tricrómico de Masson, PAS, Orceína y Reticulina.

Terminología de los folículos pilosos

En este trabajo no se utilizaron los términos de folículo piloso primario y folículo piloso secundario, utilizados para mamíferos en general y por Cooper (1930) en particular en *Dasypus*. Según la autora estos términos implican no sólo diferencia de tamaño sino también, de algún modo, orden secuencial. Sin embargo, Fernández (1931) no observa lo mismo en *C. villosus* y describe el

primer indicio de desarrollo de ambos tipos de folículos en el mismo estadio ontogenético. Cabe destacar que para mamíferos en general esta terminología es muy confusa y suele referirse sólo a diferencias de tamaño. Así, y debido además a la disposición particular que presentan los folículos pilosos en los Dasypodidae por la presencia de osteodermos, utilizaremos los términos **Folículos Pilosos de Borde (FB)**, para definir a aquellos grandes folículos que se desarrollan en los márgenes posterior y laterales de los osteodermos, y **Folículos Pilosos de Superficie (FS)**, para denominar a aquellos pequeños que se relacionan a los forámenes de la superficie externa expuesta de los osteodermos. En el caso de los folículos de la piel ventral, al no existir osteodermos, se tomaron por analogía con la piel dorsal como FB los folículos de mayor tamaño y como FS los de un tamaño menor, que es aproximadamente un tercio de los FB.

3. RESULTADOS

En principio se describe el estado de madurez del esqueleto postcraneal para luego hacer lo mismo con el tegumento, y analizar las similitudes y diferencias entre ambos neonatos.

3.1. Esqueleto postcraneal

Columna vertebral. En ambas especies las osificaciones en las vértebras han comenzado a lo largo de toda la columna. Sin embargo, el grado de avance ontogenético de los centros de osificación es mayor en *D. hybridus* que en *C. vellerosus* (Figura IV.1). Como puede verse claramente en la región cervical (Figura IV.1A), en *D. hybridus* la proximidad entre las dos osificaciones

correspondientes a los arcos neurales a cada lado de las vértebras es mucho mayor que en *C. vellerosus*. Se aprecia un patrón similar, a lo largo de las regiones torácica, lumbar y sacra. De hecho, en la última porción de la región torácica de *D. hybridus* los arcos neurales están casi completamente osificados. Finalmente, se puede destacar que en los últimos 4-5 segmentos vertebrales del futuro sinsacro y primeros caudales hay un centro de osificación extra a cada lado de estos elementos (Figuras IV.1A, IV.2A). No se observa, en este estadio, ningún tipo de fusión entre las vértebras sacras y la cintura pélvica que luego formarán el sinsacro. En la región caudal de ambas especies están todos los cuerpos vertebrales osificados al momento del nacimiento.

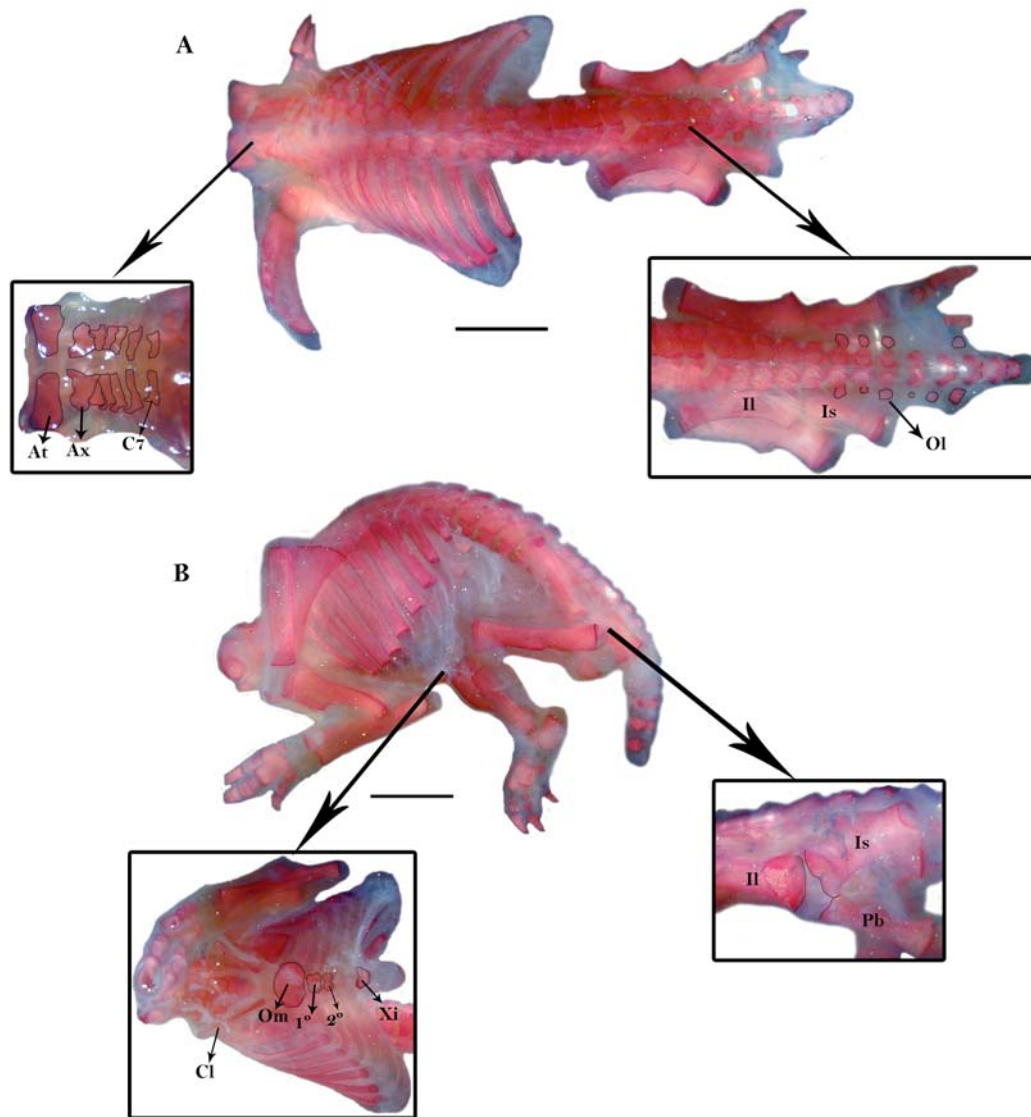


Figura IV.1. Madurez del esqueleto óseo postcraneal de *Dasypus hybridus* al nacer. A) Vista dorsal del postcráneo. El cuadro de la izquierda abajo es una magnificación de la región cervical. El cuadro de la derecha, abajo, muestra en detalle la región sacropélvica. B) Vista lateral del postcráneo. El cuadro de la izquierda, abajo, muestra en detalle ventral la región del esternón. El cuadro de la derecha, abajo, detalla la zona acetabular de la pelvis, donde se unen el ilion, isquion y pubis. **Referencias:** **At**, atlas; **Ax**, axis; **C7**, séptima vértebra cervical; **Cl**, clavícula; **Il**, ilion; **Is**, isquion; **Ol**, osificaciones laterales; **Om**, omoesternón; **Pb**, pubis; **Xi**, xifiesternón. Escala de las barras = 10mm.

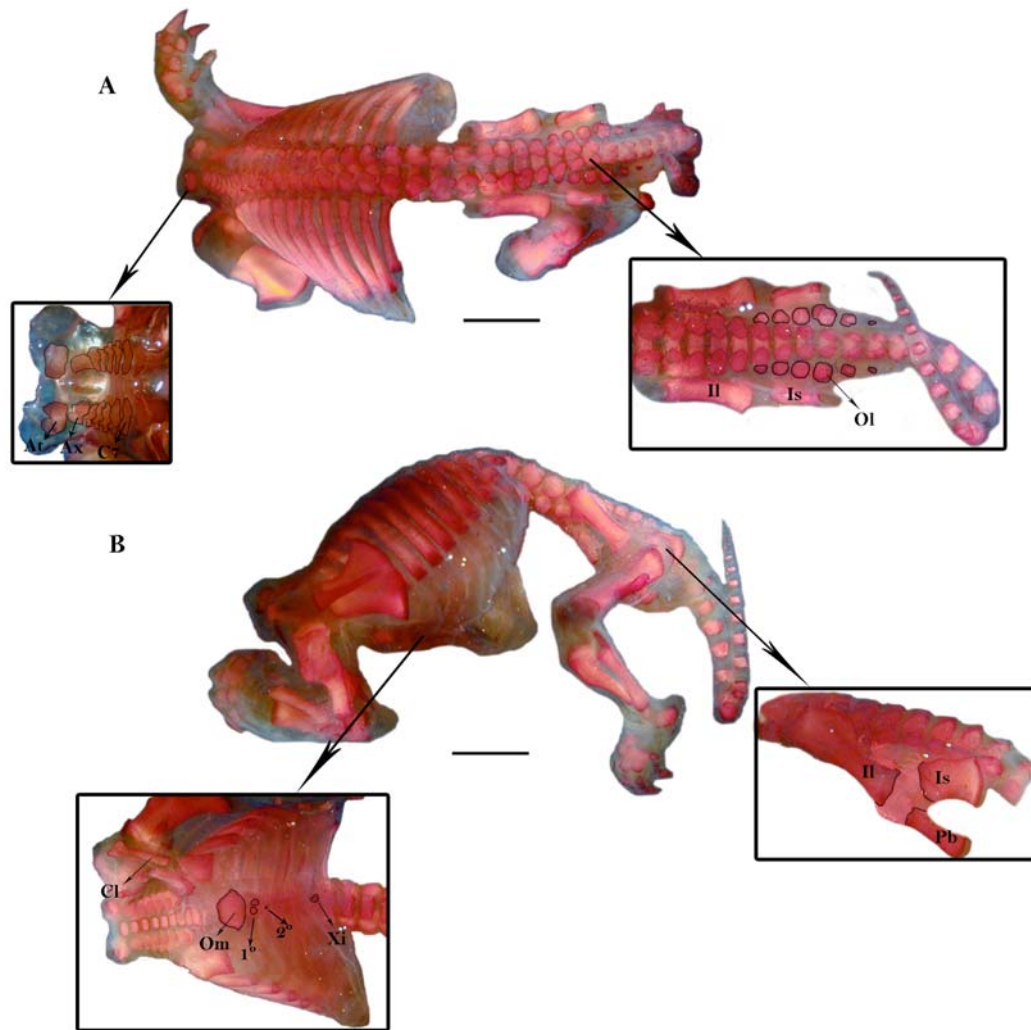


Figura IV.2. Madurez del esqueleto óseo postcraneal de *Chaetophractus vellerosus* al nacer. A) Vista dorsal del postcráneo. El cuadro de la izquierda abajo es una magnificación de la región cervical. El cuadro de la derecha, abajo, muestra en detalle la región sacropélvica. B) Vista lateral del postcráneo. El cuadro de la izquierda, abajo, muestra en detalle ventral la región del esternón. El cuadro de la derecha, abajo, detalla la zona acetabular de la pelvis, donde se unen el ilion, isquion y pubis. **Referencias:** Ver figura anterior. Escalas de las barras = 10mm.

Costillas y esternón. En ambas especies, los segmentos costovertebrales de las costillas se encuentran enteramente osificados. Sin embargo, en sus segmentos costoesternales no se observan osificaciones (Figuras IV.1B, IV.2B). Ventralmente, el esternón de *D. hybridus* está parcialmente osificado. El preesternón tiene un centro de osificación avanzado; posteriormente, hay dos centros de osificación en la línea media correspondientes a los dos primeros elementos mesoesternales. El xifiesternón presenta una osificación central. En el caso de *C. vellerosus*, el preesternón tiene una osificación central, menos avanzada que en *D. hybridus*. El primer elemento mesoesternal tiene dos centros de osificación claramente separados en la línea media, mientras que el segundo presenta un solo centro de osificación ubicado hacia un lado y no centralmente. Finalmente, el xifiesternón presenta una sola osificación central. En el resto del esternón no se observan centros de osificación.

Cinturas y miembros. Tanto en *D. hybridus* como en *C. vellerosus* ha comenzado la osificación de los elementos principales de la cintura escapular: la clavícula y el cuerpo de la escápula. De la misma manera, se observan centros de osificación en la diáfisis de los elementos correspondientes al estilopodio y zeugopodio. En el autopodio de *D. hybridus* los carpales son todos cartilaginosos. Las osificaciones han comenzado en todos los metacarpales y falanges, excepto los que corresponden al quinto dedo, muy reducido. En *C. vellerosus*, todos los metacarpales y falanges han comenzado a osificarse; los carpales, sin embargo, son todos cartilaginosos. En la cintura pélvica de ambas especies, los elementos principales han comenzado a osificarse, aunque, como se observa en las Figuras IV.1B y IV.2B, el grado de

extensión de las osificaciones en *D. hybridus* es mayor que en *C. vellerosus*. El ileon e isquion prácticamente contactan en *D. hybridus* (Figura IV.1B), mientras que en *C. vellerosus* la separación es mayor (Figura IV.2B). Los elementos del estilopodio y zeugopodio del miembro posterior han comenzado a osificarse en ambas especies. En el autopodio, tanto el astrágalo como el calcáneo iniciaron su osificación, mientras que el resto de los tarsales permanece cartilaginoso. Un resultado semejante se encontró en los cinco metatarsales y en las falanges de todos los dedos, excepto en la quinta falange proximal de *D. hybridus*, que permanece cartilaginosa. Las diferencias principales entre ambas especies se resumen en la tabla IV.1.

Especie	Columna vertebral				Esternón	Cintura pélvica	Mano
	Cervicales	Torácicas	Lumbares	Sacras			
<i>D. hybridus</i>	arcos neurales cercanos entre sí	arcos neurales prácticamente contactan entre sí	arcos neurales prácticamente contactan entre sí	arcos neurales prácticamente contactan entre sí	Preesternón avanzado; 1° y 2° elementos mesoesternales con una osificación central avanzada; xifiesternón avanzado	Ileon e isquion prácticamente contactando	Dedo V no osificado
<i>C. vellerosus</i>	arcos neurales claramente separados entre sí	arcos neurales claramente separados entre sí	arcos neurales claramente separados entre sí	arcos neurales claramente separados entre sí	Preesternón menos avanzado; 1° elemento mesoesternal con dos osificaciones; 2° elemento mesoesternal con una osificación no central; xifiesternón menos avanzado	Ileon e isquion claramente separados	Dedo V osificado

Tabla IV.1. Principales diferencias en las osificaciones del postcráneo de *Dasyus hybridus* y *Chaetophractus vellerosus*.

3.2. Tegumento

Las diferencias interespecíficas más notorias en el desarrollo ontogenético relativo de las distintas estructuras tegumentarias se observaron en el tegumento dorsal, resumidos en las tablas IV.2 y IV.3.

Tegumento dorsal					
Epidermis y dermis					
	Estrato córneo	Estrato lúcido	Estrato granuloso	Dermis	Osteodermos
<i>D. hybridus</i>	Eosinófilo en las regiones entre escamas córneas amarillento en las zonas correspondientes a las escamas córneas en desarrollo.	Presente subyacente a las escamas córneas en desarrollo	Conformado por una sola capa excepto en regiones aledañas a los folículos pilosos donde se encuentra más desarrollada (2 capas). Ausente en la epidermis subyacente a las escamas córneas.	Madura, diferenciada en los estratos superficial y profundo. Se visualizan gran cantidad de fibras de colágeno, fibras reticulares y escasas fibras elásticas.	Primordios presentes
<i>C. vellerosus</i>	Eósinófilo, no se evidencian indicios de escamas córneas	Ausente	Conformado por una sola capa casi continúa, excepto en las zonas aledañas a los folículos pilosos en las cuales se observan dos capas.	Inmadura, no se diferencian estratos. Se visualizan gran cantidad de fibras de colágeno, fibras reticulares y escasas fibras elásticas.	Ausentes

Tabla IV.2. Características distintivas de la epidermis y dermis del tegumento dorsal de neonatos de *D. hybridus* y *C. vellerosus*.

Tegumento dorsal		
Folículos y glándulas asociadas		
	Folículos de borde	Folículos de superficie
<i>D. hybridus</i>	El tallo del pelo se encuentra constituido por células que ya sufrieron procesos de cornificación, pero todavía se observan los núcleos celulares, no se observan melanocitos y el canal del pelo esta cerrado. Las células de la vaina radicular interna son de gran tamaño, se diferencian las capas de la vaina radicular interna. Asociados sólo a glándulas sudoríparas rectas en sus dos tercios distales y enrolladas en su tercio proximal.	Inmaduros, el tallo del pelo está parcialmente cornificado, no se observan melanocitos, las células de la vaina radicular externa son de gran tamaño, las capas de la vaina radicular interna no pudieron individualizarse. Asociados a glándulas sebáceas inmaduras. Las glándulas sudoríparas se encuentran enrolladas sólo en su porción proximal
<i>C. vellerosus</i>	El tallo del pelo se encuentra cornificado, se observa gran cantidad de melanocitos y el canal del pelo esta abierto. Las células de la vaina radicular interna son de pequeño tamaño, se diferencian las capas de la vaina radicular interna. Asociados sólo a glándulas sebáceas inmaduras.	Inmaduros, el tallo del pelo está cornificado, se observan gran cantidad de melanocitos, las células de la vaina radicular externa son de tamaño pequeño, se individualizan las capas de la vaina radicular interna. Asociados a glándulas sebáceas maduras con células vacuolizadas. Las glándulas sudoríparas se encuentran enrolladas en su porción media y proximal

Tabla IV.3. Características distintivas de los folículos y glándulas asociadas del tegumento dorsal de neonatos de *D. hybridus* y *C. vellerosus*.

Dasypus hybridus

En la epidermis dorsal (Figura IV.3) de esta especie se diferencian un estrato basal, un estrato espinoso, un estrato granuloso, un estrato lúcido y un estrato córneo. El estrato basal presenta queratinocitos de morfología cúbica o columnar, con núcleos circulares u ovales; en algunos de ellos se identifican gránulos de melanina en el citoplasma, además en este estrato se observan células de citoplasma claro que probablemente sean melanocitos. A continuación del estrato basal, se encuentra un estrato espinoso de células con morfología poliédrica y núcleos redondeados. El estrato espinoso está formado por aproximadamente tres o cuatro capas celulares que se aplanan hacia la zona superficial. El estrato granuloso no es continuo, se diferencian células con gránulos de queratohialina principalmente en las proximidades de los folículos pilosos. Este estrato se encuentra totalmente ausente en la epidermis

subyacente a la escama córnea en desarrollo. El estrato lúcido sólo se observa subyacente a la escama córnea en formación. Este estrato posee células de citoplasma eosinófilo y refringente, y núcleos muy condensados. El estrato córneo varía en espesor, se colorea muy poco con H-E y posee un color amarillento en las regiones donde las escamas córneas se están desarrollando, en cambio en las áreas en las que no se evidencia todavía la escama córnea en desarrollo es bien eosinófilo. La región de la membrana basal se evidencia fuertemente con PAS y reticulina, técnicas que demuestran la presencia de fibras reticulares, componentes de la lámina reticular de la membrana basal y además, para el caso del PAS, de glicoproteínas de la lámina basal.

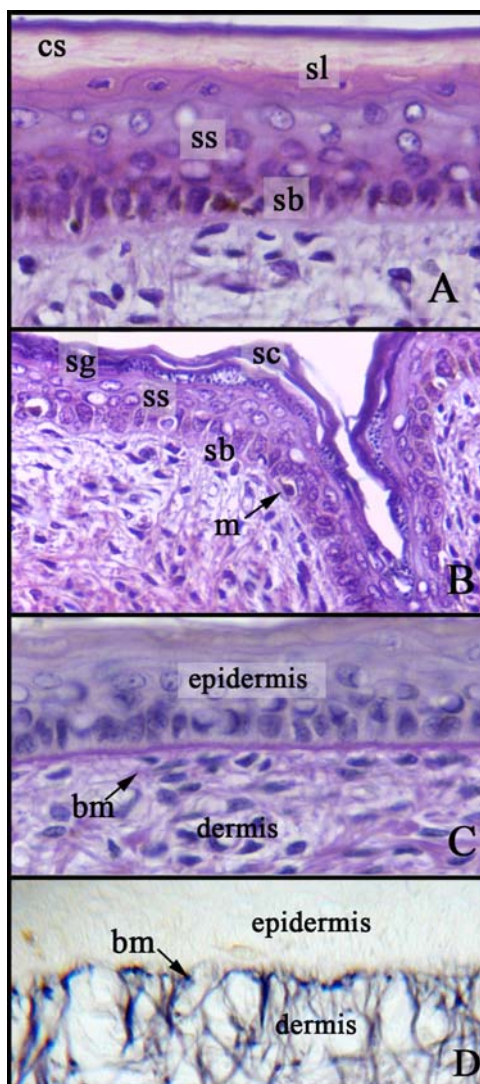


Figura IV.3. Detalles histológicos de la epidermis dorsal de *Dasypus hybridus*. **A y B:** Técnica H-E 40 x. **C:** Técnica PAS 40 x. **D:** Técnica Reticulina 40 x.

Referencias: **bm**, membrana basal; **cs**, escama epidérmica; **m**, melanocito; **sb**, estrato basal; **sc**, estrato córneo; **sg**, estrato granuloso; **sl**, estrato lúcido; **ss**, estrato espinoso.

La dermis (Figura IV.4) se encuentra conformada por dos estratos claramente diferenciados: el estrato superficial en contacto con la membrana basal de la epidermis y el estrato profundo subyacente. El estrato superficial es muy rico en células, presenta menor cantidad de haces de fibras de colágeno, que están dispuestos de manera menos ordenada, en su mayoría perpendiculares a la epidermis. En el estrato profundo se observan gruesos haces de fibras de colágeno paralelos a la epidermis. Los haces de colágeno a su vez tienen una orientación cráneo caudal y medio lateral. En cortes longitudinales de la región de las bandas móviles, se observan, en la parte dorsal del estrato profundo de la dermis, ingresiones neurovasculares muy desarrolladas. Estas ingresiones continúan su recorrido en la dermis superficial entre los primordios del futuro osteodermo. La utilización de otras técnicas (Reticulina y PAS), permitió evidenciar gran cantidad de fibras reticulares en ambos estratos, aunque estas son más abundantes en el estrato superficial. En los cortes coloreados con Orceína se observaron escasas fibras elásticas.

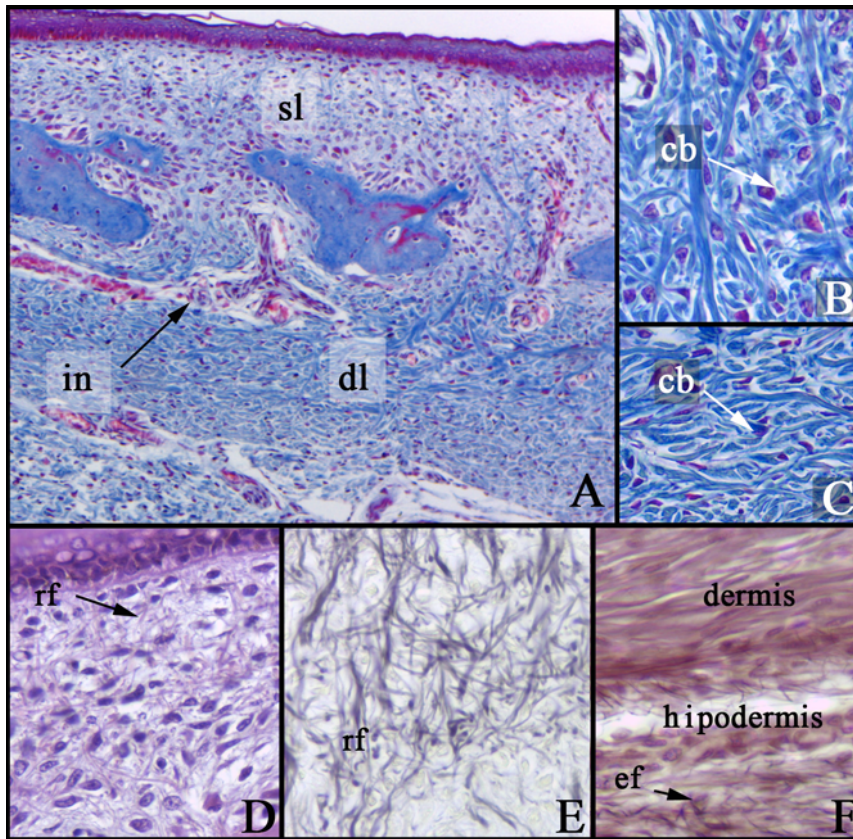


Figura IV.4. Detalles histológicos de la dermis dorsal de *Dasypus hybridus*. **A:** Técnica: Tricrómico Masson 10 x. **B y C:** Técnica Tricrómico Masson 40 x. **D:** Técnica PAS 40 x. **E:** Técnica Reticulina 40 x. **F:** Técnica Orceína 40 x.

Referencias: **cb**, fibras de colágeno; **dl**, estrato profundo de la dermis; **ef**, fibras elásticas; **in**, ingresiones neurovasculares; **rf**, fibras reticulares; **sl**, estrato superficial de la dermis.

Con respecto a los folículos pilosos, tanto los FB como los FS, se encuentran rodeados externamente por una vaina de tejido conectivo, siempre de tipo más laxo que la dermis adyacente.

Los FB (Figuras IV.5A y B) son todavía inmaduros y presentan glándulas sudoríparas asociadas. En muy pocos cortes se observó una glándula sebácea inmadura asociada. Cada FB se compone de la vaina radicular externa, la vaina radicular interna y el tallo del pelo. La vaina radicular externa está conformada por dos capas de células de gran tamaño, que prácticamente no se colorean con H-E. Entre estas células y la vaina de tejido conectivo externa se

diferencia la membrana basal que en esta localización es denominada membrana vítrea. Internamente, se observó la vaina radicular interna formada por: la capa de Henle, compuesta por una única capa de células escamosas de núcleos aplanados, la capa de Huxley, constituida por células poliédricas con núcleos aplanados, y la cutícula. El tallo del pelo se encuentra conformado por células parcialmente cornificadas. En el extremo distal del FB el canal del pelo está cerrado. En el extremo proximal del FB se encuentra el bulbo piloso rodeando a la papila dérmica. En el bulbo piloso no se observan melanocitos entre las células germinativas del bulbo. Los FB no llegan hasta la hipodermis, el bulbo se ubica dentro del estrato profundo de la dermis. La glándula sudorípara apocrina asociada al FB se encuentra bien desarrollada, su porción profunda supera incluso la longitud del folículo. Sus dos tercios distales (superficiales) son rectos, pero el extremo proximal se encuentra enrollado. La unidad glandular secretora se encuentra en el estrato profundo de la dermis y está constituida por una capa interna de células cúbicas rodeadas por una membrana basal.

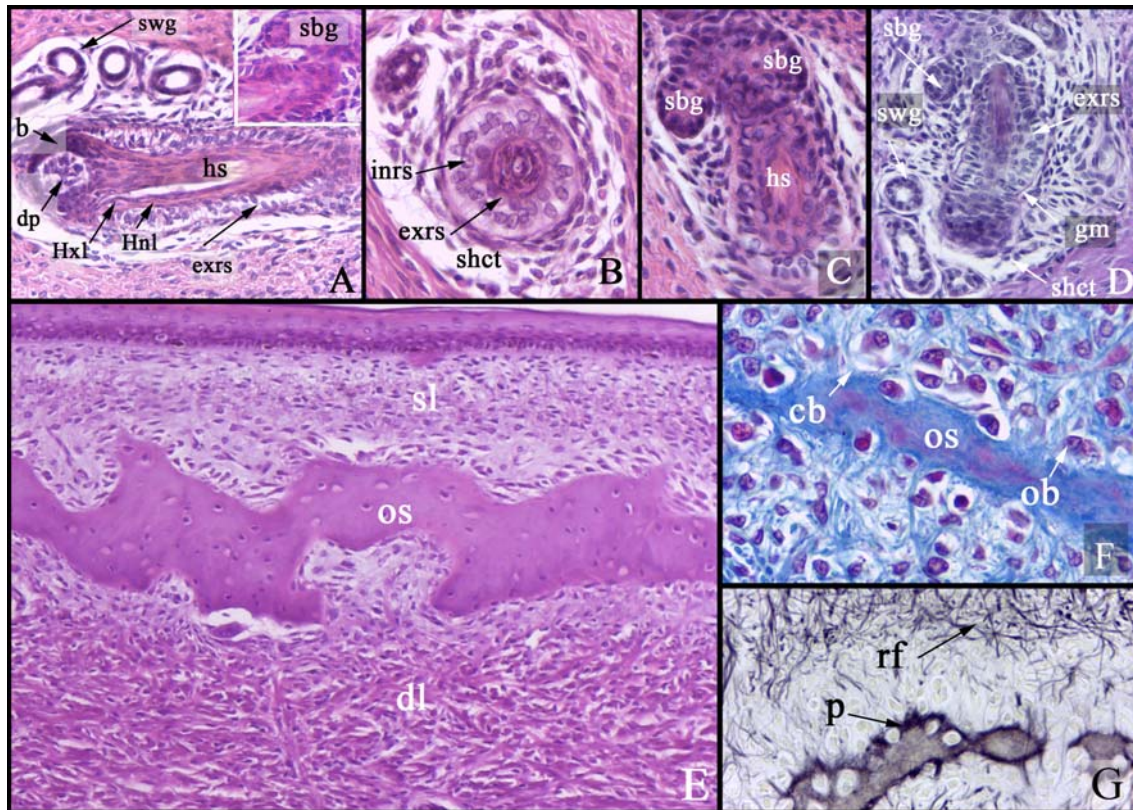


Figure IV.5. Detalles histológicos de los folículos pilosos y primordios de osteodermos de *Dasypus hybridus*. **A, B:** Folículos pilosos de borde (FB) **C, D:** Folículos pilosos de superficie (FS). **E, F, G:** Dermis con primordio de osteodermo. **A, B, C:** Técnica H-E 40 x. **D:** Técnica PAS 40 x. **E:** Técnica H-E 10 x. **F:** Técnica Tricrómico Masson 40 x. **G:** Técnica Reticulina 40 x.

Referencias: **b**, bulbo piloso; **dp**, papila dérmica; **exrs**, vaina radicular externa; **gm**, membrana vítrea; **Hnl**, capa de Henle; **hs**, tallo del pelo; **Hxl**, capa de Huxley; **inrs**, vaina radicular interna; **ob**, osteoblastos; **os**, primordio del osteodermo; **p**, periósteo; **sbg**, glándula sebácea; **shct**, vaina de tejido conectivo externa; **swg**, glándula sudorípara apócrifa; **ver además las figuras anteriores.**

Se observan varios FS (Figuras IV.5C y D), todos en estados equivalentes de desarrollo, asociados con glándulas sudoríparas y glándulas sebáceas. Las células de la vaina radicular externa presentan un aspecto similar a las de los FB. Entre ellas y la vaina de tejido conectivo externa, también se observa la membrana vítrea. Las capas de la vaina radicular interna no pudieron ser diferenciadas. El tallo del pelo se encuentra conformado por células que sufrieron procesos de cornificación. En el extremo distal del FS se

observa el canal del pelo cerrado. En su extremo proximal, dentro del bulbo se observan las células germinativas del bulbo, pero no se distinguen melanocitos. El bulbo piloso del FS se encuentra en el estrato profundo de la dermis. Asociados a los FS se observa una glándula sudorípara bien desarrollada, que penetra mas profundamente en la dermis que el folículo piloso. La porción distal de la glándula sudorípara, que corresponde al conducto, es recta y la parte proximal, el adenómero, es enrollada. Profundamente a la desembocadura de la glándula sudorípara en el FS, se observan evaginaciones laterales a ambos lados, que corresponden a las glándulas sebáceas en desarrollo.

En los primordios de los futuros osteodermos (Figuras IV.5E, F y G) se observa tejido óseo y en ningún caso se encontraron moldes cartilaginosos. Los primordios de los osteodermos se desarrollan en el estrato superficial de la dermis. En la periferia de éstos, se encuentran gran cantidad de osteoblastos. Los osteoblastos que conforman las capas más cercanas al osteoderma son los que presentan mayor tamaño, en cambio los que se encuentran más alejados son menores. Los osteoblastos ventrales al primordio se encuentran en contacto con el estrato profundo de la dermis. Todos los primordios se disponen paralelos a la epidermis y están constituidos por trabéculas de tejido óseo regular con numerosos osteocitos. En los cortes coloreados con tricrómico de Masson se pueden visualizar gruesos haces de fibras de colágeno dentro del osteoderma, además existen gruesos haces de fibras de colágeno que parten de la dermis y penetran en el osteoderma. Los primordios de los osteodermos son PAS positivos, mientras que el periosteum se reconoce

en los cortes procesados con Reticulina debido a la presencia de numerosas fibras reticulares.

Chaetophractus vellerosus

En la epidermis dorsal (Figuras IV.6 A, B y C) se diferencian un estrato basal, un estrato espinoso, un estrato granuloso y un estrato córneo. El estrato basal está formado por queratinocitos cúbicos con núcleos circulares y gránulos de melanina citoplasmática y por melanocitos. Superficialmente se dispone un estrato espinoso de células poliédricas y de núcleos redondeados (de tres a cuatro capas celulares), un estrato granuloso conformado por una capa de células más aplanadas con gránulos de queratohialina (discontinuo en pequeñas áreas) y siempre más conspicuo (hasta dos capas de células) en las zonas aledañas a los folículos pilosos. No se observa un estrato lúcido. El estrato córneo se encuentra sumamente desarrollado y es marcadamente eosinófilo. No se observan escamas córneas en desarrollo. La membrana basal se evidencia con las técnicas de PAS y Reticulina demostrando la presencia de fibras reticulares (Figuras IV.6B y C).

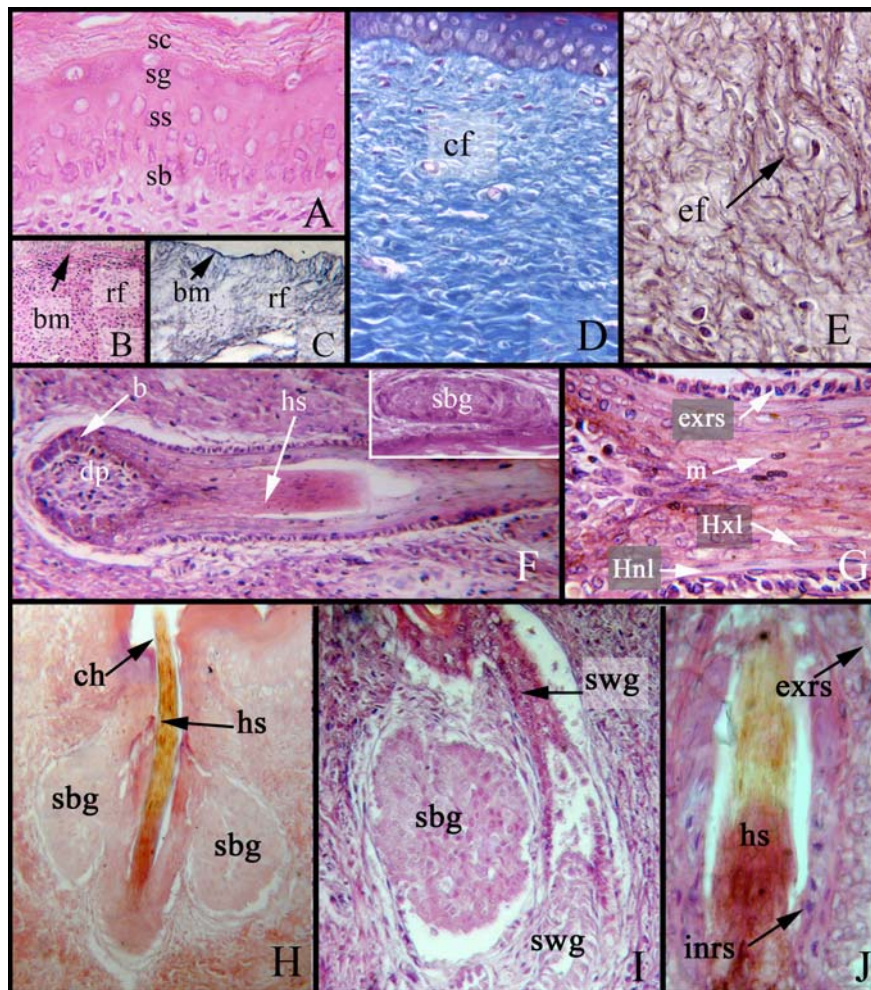


Figura IV.6: Detalles histológicos de la epidermis, dermis y folículos pilosos dorsales de *Chaetophractus vellerosus*. **A, B, C, D, E:** Epidermis y dermis dorsales. **F, G:** Folículos pilosos de borde. **H, I, J:** Folículos pilosos de superficie. **A:** Técnica H-E 40 x. **B:** Técnica PAS 10 x. **C:** Técnica Reticulina 10 x. **D:** Técnica Tricrómico Masson 40 x. **E:** Técnica Orceína 10 x. **F:** Técnica H-E 10 x. **G:** Técnica H-E 40 x. **H:** Técnica Orceína 10 x. **I, J:** Técnica H-E 40 x.

Referencias: ch, canal del pelo; ver además las figuras anteriores.

En la dermis no se observa una clara diferenciación entre el estrato superficial y el estrato profundo (Figuras IV.6D y E). Las técnicas de PAS y Reticulina demuestran una gran cantidad de fibras reticulares sobre todo en la dermis inmediatamente subyacente a la epidermis, pero son muy escasas las fibras elásticas.

Se observan una gran cantidad de FB en un estado avanzado de desarrollo, con glándulas sebáceas asociadas, rodeados por una vaina de

tejido conectivo (Figura IV.6F y G). Entre la vaina de tejido conectivo y las células de la vaina radicular externa, se distingue la membrana vítrea. Cada FB se encuentra conformado por una vaina radicular externa constituida por varias capas de células cuadrangulares pequeñas, seguida de una vaina radicular interna. En esta última se diferencian la capa de Henle (conformada por una sola capa de células aplanadas), la capa de Huxley (conformada por dos capas celulares de mayor tamaño y núcleos circulares) y la cutícula. El tallo del pelo se encuentra totalmente cornificado. En el extremo distal del folículo, el canal del pelo se encuentra abierto y el tallo del pelo emerge al exterior. En el extremo proximal se observa el bulbo piloso con células germinativas y una gran cantidad de melanocitos, en este sector puede distinguirse también un epitelio pre-medular y un epitelio pre-cortical. Rodeada por el bulbo piloso se observa la papila dérmica. El bulbo piloso se encuentra en la parte profunda de la dermis, pero no llega a la hipodermis. Asociada a estos FB en su extremo distal se observa una glándula sebácea pequeña.

Los FS se encuentran asociados a una glándula sudorípara y a dos glándulas sebáceas (Figuras IV.6H, I y J). Externamente se diferencia la membrana vítrea. En los (FS) se distingue la vaina radicular externa y la vaina radicular interna con la capa de Henle, la capa de Huxley y la cutícula. El tallo del pelo se encuentra totalmente cornificado. En el extremo distal se observa el canal del pelo abierto y el pelo emergiendo al exterior. La glándula sudorípara está sumamente desarrollada, supera la longitud del FS, y desemboca en el extremo distal del mismo. Posee su porción distal recta pero inmediatamente se enrolla en su porción media y proximal. Las glándulas sebáceas se encuentran muy desarrolladas, se disponen en los laterales del folículo piloso y

poseen gran cantidad de células vacuolizadas. La unión con el FS es ventral a la desembocadura de la glándula sudorípara. Las glándulas sebáceas se extienden hasta el nivel del bulbo piloso.

En neonatos de *Chaetophractus vellerosus* no se observa ningún primordio de osteodermo ni condensación de células osteoprogenitoras.

4. DISCUSIÓN

En cuanto al desarrollo del esqueleto postcraneal, poco se ha estudiado en lo que respecta a *D. hybridus*. Fernández (1915) describe principalmente la aparición de *ánlagen* correspondientes a algunos elementos, como cuerpos vertebrales, costillas, esternón, cinturas, estilopodio y zeugopodio; también hace referencia a estadios cartilaginosos de algunos de estos elementos. Además, los estadios utilizados por este autor fueron embriones tempranos y fetos. En el caso de *C. vellerosus*, no existen referencias previas respecto a este tema. De esta manera, estos son los primeros aportes donde se realiza un registro exhaustivo de los principales centros de osificación postcraneales presentes en los neonatos de estas dos especies. Se observa en ambos ejemplares la osificación de todos los segmentos costovertebrales de las costillas, sin embargo, su parte esternal no ha osificado aún. Esto es relevante en cuanto que los armadillos adultos presentan una caja torácica formada por costillas osificadas en toda su extensión (Flower, 1885; Rose and Emry, 1993). Respecto a la cintura pélvica, no se observan fusiones entre los elementos de la columna vertebral y los ileones e isquiones, teniendo en cuenta que estos armadillos presentan en su vida adulta un sinsacro fusionado a la pelvis (Flower, 1885; Rose y Emry, 1993). Sin embargo, se

observan osificaciones laterales a nivel de las vértebras postsacras que se encuentran relacionadas a la cintura. Posiblemente estas osificaciones queden incluidas dentro del sinsacro, por lo cual éste estaría formado no sólo por las vértebras y la cintura, sino también por osificaciones independientes laterales a la serie vertebral. En cuanto a los elementos que conforman las manos, hay algunas diferencias entre ambos géneros; en *Dasypus* el trapecio y el trapecoide se encuentran separados, mientras que en *Chaetophractus* están fusionados; en *Dasypus* el dedo cinco se encuentra muy reducido (Schulthess, 1919; Costa y Vizcaíno, 2010). En el neonato de *D. hybridus* no se registran osificaciones en esta localización, pero se observan dos elementos cartilaginosos muy pequeños. De hecho, el tamaño de estos elementos respecto al resto de los dedos es mucho menor que el observado en etapas más tempranas (véase el Capítulo 2), indicando que durante el desarrollo intrauterino el quinto dedo adquiere el tamaño relativo que se registra en neonatos y adultos. Costa y Vizcaíno (2010) argumentan que la reducción del quinto dedo en *D. novemcinctus* se produce en etapas postnatales juveniles, y coincide con el comienzo de la actividad excavatoria intensa. Según ellos, esta hipótesis es extensiva al resto de los armadillos; sin embargo, en *D. hybridus*, la reducción comienza mucho antes, durante las etapas prenatales, y no coincide con el comienzo de la actividad excavatoria.

En el esqueleto postcranial los centros de osificación se encuentran más avanzados en su extensión en *D. hybridus*, esto es más evidente a nivel de la última porción de la región torácica en la columna vertebral, donde los arcos neurales son prácticamente completos, y en la cintura pélvica.

En *D. hybridus* los osteodermos se encuentran parcialmente desarrollados al nacer, en cambio en *C. vellerosus* no se encontraron osteodermos, ni siquiera condensaciones de osteoblastos. Estas observaciones apoyan las conclusiones de trabajos previos (Vickaryous y Hall, 2006; Vickaryous y Sire, 2009) que sostienen que los osteodermos de los Dasypodidae se forman mediante una osificación intramembranosa. Estos últimos autores manifiestan que las osificaciones dérmicas necesitan un “soporte extrínseco” para comenzar su desarrollo. Desde este punto de vista el retardo en la aparición de los osteodermos en neonatos de *C. vellerosus* con respecto a los de *D. hybridus* estaría vinculada con la diferencia de maduración de la dermis dorsal existente entre ambas especies. Esta asociación implicaría que el desarrollo de los osteodermos sigue una trayectoria vinculada esencialmente al tegumento siendo independiente del desarrollo del esqueleto postcraneano.

Por el contrario, los folículos pilosos y tejidos glandulares, se encuentran en estados mucho menos avanzados en *D. hybridus*.

Las asincronías, entre neonatos de ambas especies, observadas en los tejidos tegumentarios y esqueléticos postcraneales podrían coincidir con diferentes estrategias adaptativas, dependientes de la distribución en diferentes ambientes, o de los distintos cuidados postnatales. Los recién nacidos de *Dasypus novemcinctus* “... are fully formed at birth, with eyes open and with a complete though not very hard armor. They are able to walk in a more or less uncertain fashion within a few hours alter birth.” (sic Newman, 1913); algo similar se registró en este trabajo para *D. hybridus*. En cambio, las crías de *Chaetophractus villosus*, eufractino congénere de *C. vellerosus*, abren los ojos entre los 16 y 30 días después del nacimiento y al nacer apenas se arrastran buscando amamantarse

(Olocco-Diz y Duggan, 2004). Los recién nacidos de *C. vellerosus* suelen tener los ojos cerrados, apenas se mueven y su coraza es extremadamente blanda (observaciones personales de A.C. y F.G). El grado de madurez de los neonatos observado a nivel de las osificaciones de los osteodermos y esqueleto postcraneal, guarda clara relación con respecto a las habilidades de locomoción y la dureza de las corazas reportadas (Newman, 1913; Mcbee y Baker, 1982; Layne, 2003, Olocco-Diz y Duggan, 2004). De esta manera, teniendo en cuenta estos caracteres y su relación con la definición del espectro altricial-precocial realizada en trabajos previos (Derrickson, 1992), se podría considerar a *D. hybridus* como una especie precocial y a *C. vellerosus* como esencialmente altricial. Sin embargo, la madurez de los folículos pilosos en *C. vellerosus* no es un carácter que se considere altricial (Derrickson, 1992). En este sentido, las diferencias en el desarrollo de la pilosidad en los recién nacidos de estas especies podrían estar primariamente vinculadas con las características de los ambientes en que viven. La distribución geográfica de ambas especies es diferente, *Dasypus hybridus* se encuentra en climas más benévolos, mientras que *Chaetophractus vellerosus* se registra en ambientes áridos y semi-áridos, con mayores amplitudes térmicas (Abba y Cassini, 2008).

CAPÍTULO V

Consideraciones finales, conclusiones y perspectivas futuras

1. Consideraciones finales

La ley de Von Baer se interpreta, en términos evolutivos, como un modelo en el cual la etapa temprana de la ontogenia es menos susceptible al cambio evolutivo que las etapas más tardías. Actualmente, está claro que los cambios evolutivos parecen posibles en cualquier etapa del desarrollo (e.g. Wray y McClay, 1989), sin embargo, se acepta cierta flexibilidad en la ontogenia tardía respecto de la temprana (e.g. Arthur, 2004). Es de esperarse que la ontogenia temprana sea más conservadora en términos evolutivos que la tardía debido a la no independencia temporal y espacial que existe entre los eventos ontogenéticos (Arthur, 2004).

Así, tratando de evaluar la manifestación de estas afirmaciones en el área temática que ocupa esta Tesis, vemos que las diferencias encontradas en la morfología de los autopodios adultos de Dasypodidae, fundamentalmente entre Dasypodinae y Euphractinae, son consecuencia de las modificaciones tempranas que sufren los elementos que los componen proyectadas durante el desarrollo del esqueleto. Por tanto, estas modificaciones ocurren a lo largo de toda la ontogenia, aunque a diferente ritmo y profundidad de expresión. Las áreas temporales donde se evaluaron los cambios en el desarrollo ontogenético de los dasipódidos estudiados se organizan en cuatro lapsos, no todos de la misma extensión de tiempo real.

Las etapas consideradas aquí son: 1- la preosteogenética, 2- la del momento neonatal, 3- la postnatal temprana (juventud) y 4- la postnatal tardía (adultez).

Durante la etapa preosteogénica hay elementos cuya disposición y proporciones son similares en las especies de ambos clados y que en etapas posteriores siguen trayectos ontogenéticos diferentes, mientras que otros ya han divergido en su morfología en etapas más tempranas. Ejemplos del primer caso incluyen la pérdida de relación entre el piramidal y el metacarpal V en los Dasypodinae en la etapa de crecimiento del carpo cartilaginoso, que se produce a medida que se reduce el quinto dedo en etapas prenatales, y la fusión de las falanges en los Euphractinae en etapas postnatales. La aparición de los eventos de fusión entre falanges en Euphractinae es variable, al menos en *C. villosus*, y se relacionaría efectivamente con la mayor susceptibilidad de las etapas más tardías del desarrollo a presentar cambios. El segundo caso, la aparición de diferencias durante etapas tempranas, previas a la osteogénesis, incluye la formación del trapecio-trapezoide, que ya se encuentra conformado como tal en un solo cartilago en *C. villosus* (Figura II.16a), mientras que en *D. hybridus* ambos elementos se mantienen separados (Figura II.18). Esto último es consecuencia probable de modificaciones previas, que se producen durante la formación de las condensaciones mesenquimáticas y/o precartilaginosas. Los resultados presentados del mapeo filogenético (Figura II.14b) indicarían que el trapecio y trapezoide se encuentran separados a lo largo de la filogenia de Dasypodidae y sólo aparecen unidos en el linaje de los Euphractinae y en *Tolypeutes*. Así, cambios en etapas más tempranas del desarrollo, como la fusión del trapecio y trapezoide en Euphractinae, estarían vinculados a eventos cladogenéticos

más antiguos, ya que, una vez que aparecen, tienden a conservarse en mayor medida en los grupos.

Una etapa crucial al momento de definir cambios en la ontogenia es el análisis de la madurez en el período neonatal, donde el recién nacido se expone por primera vez a las condiciones ambientales externas. En esta etapa dasipodinos y eufractinos muestran algunas diferencias, tanto a nivel esquelético como del tegumento, que coinciden con diferentes estrategias de supervivencia. En *Dasypus* se evidencia una mayor madurez esquelética del postcráneo, donde los arcos neurales están más avanzados en su osificación, al igual que los elementos de las cinturas, e incluso del esternón (Figura IV.1); la única excepción se observa a nivel del autopodio donde el quinto dedo todavía es cartilaginoso en *Dasypus*, y ya ha comenzado a osificar en *Chaetophractus*, aunque esta circunstancia es una consecuencia probable de su gran reducción en el primer género. Fuera de lo que atañe propiamente al esqueleto apendicular, también en el tegumento se observa una mayor madurez en *Dasypus*, donde aparecen osificaciones correspondientes a osteodermos y una dermis con estratos bien diferenciados (Tabla IV.2). Estos rasgos, sumados a aquellos registrados por otros trabajos, como la apertura de los ojos casi inmediatamente después de haber nacido, una rápida adquisición de la habilidad para caminar (Layne, 2003), y un cuidado parental mínimo (Storrs et al., 1988), coinciden con una condición precocial en los neonatos. *Dasypus* es el género con la más amplia distribución geográfica dentro de los xenartros, registrándose su presencia desde el sur de Estados Unidos, México, América Central, y en gran parte de América del Sur, excepto Chile y el sur de Argentina (Wetzel, 1985b). Su alta

capacidad de dispersión ha sido relacionada a numerosos factores, entre los que se incluyen una implantación retardada del embrión, que permite el parto en momentos con mayor disponibilidad de recursos, la poliembrionía monocigótica obligada (formación de un gran número de gemelos) que aumenta notablemente el número de individuos, un período de gestación largo y la baja inversión del tiempo en cuidados parentales (Storrs et al., 1988), estos dos últimos vinculados al nacimiento de neonatos precociales.

La madurez esquelética y tegumentaria es menor en los neonatos de *Chaetophractus*, a excepción de los folículos pilosos y sus glándulas asociadas, que se encuentran en un grado más avanzado de desarrollo: las osificaciones del esqueleto axial y cintura pélvica están menos avanzadas (Figura IV.2 y Tabla IV.1), en el tegumento no se observan osificaciones osteodérmicas, y la dermis no está diferenciada en estratos (Tabla IV.2). Esto coincide con una condición altricial de los neonatos, que nacen con ojos cerrados y apenas pueden moverse (Olocco-Diz y Duggan, 2004; Canevari y Vaccaro, 2007). Una excepción llamativa es la madurez de los folículos pilosos en *C. vellerosus*, ya que generalmente los neonatos de condición altricial tienden a presentar el pelaje poco desarrollado (Derrickson, 1992). Esta novedad podría estar vinculada a la distribución de esta especie en zonas con mayor amplitud térmica (Abba y Cassini, 2008); incluso otros eufractinos, *Zedyus* y *C. villosus*, son los únicos xenartros que llegan a latitudes tan altas como el sur patagónico (Poljak et al., 2010; Wetzel, 1985b).

Además de las diferencias encontradas en la madurez del esqueleto postcraneal entre dasipodinos y eufractinos durante la etapa neonatal, se pueden resaltar otras referidas al orden de osificación de sus miembros.

Algunas diferencias en las secuencias podrían estar asociadas, y probablemente contribuyan, a los cambios en la morfología de los elementos que constituyen el autopodio adulto: el retardo de la osificación del quinto dedo de *Dasypus*, que es extremadamente pequeño respecto del resto de los dedos; el adelantamiento osteogénico del pisiforme en la secuencia de *Chaetophractus*, que estaría vinculado a su mayor desarrollo, al igual que el adelantamiento del navicular que en los eufractinos lleva una faceta extra para la articulación del prehallux, y que en algunos casos está muy desarrollado (Figura II.4). Por otro lado, entre ambos taxones existen algunas similitudes, como el adelantamiento en la osificación de las falanges distales, que ha sido sugerido por otros autores (Hautier et al., 2011) como un rasgo relacionado al gran desarrollo de las garras.

En conjunto, los cambios que se observan en los diferentes estadios ontogenéticos analizados (e.g. estadios prenatales, neonatales, juveniles y adultos), contribuyen, al menos en Dasypodinae y Euphractinae, a la construcción del autopodio adulto, definiendo los modelos discutidos en el Capítulo II.

2. Conclusiones

A partir del estudio realizado en el presente trabajo de Tesis, y teniendo en cuenta que se utilizaron esqueletos de fetos, neonatos y crías pertenecientes a dos géneros (*Dasypus* y *Chaetophractus*) de armadillos, y de ejemplares adultos que incluyeron prácticamente todos los géneros actuales (8 de los 9 actuales), se arriba a las siguientes conclusiones:

A) MORFOLÓGICAS

- La relación entre los elementos del carpo y tarso en los Dasypodinae es diferente a la encontrada en los Euphractinae.
- Los Euphractinae presentan los autopodios más distribuidos dentro de Dasypodidae y probablemente los más conservadores. La mano es pentadáctila y amplia, con una región carpal cuyos elementos se vinculan en condición de diplatría. El pie, también pentadáctilo, es amplio y siempre con un prehallux. El eje de flexión dorsoplantar pasa entre los dedos II y III.
- Los Dasypodinae presentan una combinación de caracteres en la región carpal que los diferencia del resto de los Dasypodidae. Estas modificaciones estarían asociadas a la pérdida de la funcionalidad del quinto dedo y al desarrollo equivalente de los dedos II y III. El pie tiene algunas características que indicarían una adaptación a la cursorialidad y a la digitigradía (e.g. calcáneo elongado y tubérculo peroneal pobremente desarrollado). El eje de flexión dorsoplantar pasa por el tercer dedo.

B) DE HOMOLOGÍA

- Los centros de osificación presentes en la región carpal son fundamentales a la hora de establecer homologías.
- El trapecio-trapezoide de los eupractinos tiene su homología en los dos carpales distales más internos, de acuerdo a la presencia de los centros de osificación que los originan.

C) SECUENCIA DE OSIFICACIÓN Y HETEROCRONÍA

- Las secuencias de osificación del autopodio se encuentran muy conservadas en Dasypodidae al igual que en el resto de los mamíferos.
- De acuerdo a la evidencia embriológica disponible, cuando los elementos cartilagosos presentan tamaños relativos extremos (muy grandes o muy pequeños), la aparición de sus centros de osificación tiende a desplazarse temporalmente a etapas más tempranas o más tardías de la secuencia, según se trate de un elemento grande o pequeño, respectivamente.
- Se verifica, en concordancia con reportes previos para Xenarthra, el adelantamiento de la osificación de falanges distales para ambos armadillos.
- La esqueletogénesis del autopodio en los armadillos podría tener cierto grado de compartimentalización. Los elementos que conforman cada compartimento, osifican de acuerdo al tamaño relativo de sus moldes cartilagosos. Los de mayor tamaño comienzan a osificar más temprano que los de menor tamaño.
- En la mano se podrían identificar tentativamente al menos cuatro compartimentos bien diferenciados, las falanges proximales, falanges medias, falanges distales, y los metacarpales. La región carpal probablemente está compuesta por más de un compartimento. Esta compartimentalización observada en el autopodio bien podría hacerse extensiva a otras regiones del esqueleto cuyos elementos osifiquen a

partir de moldes previos de cartílago. Futuros estudios relacionados a la modularidad en el desarrollo que incluyan a las secuencias de osificación en su análisis son necesarios para dilucidar los patrones aquí propuestos tentativamente.

D) ECOLÓGICAS

- Las diferencias observadas entre los autopodios de dasipodinos y eufractinos, indicarían que los mecanismos de excavación son diferentes en ambos clados, presentando los eufractinos una mano con rasgos más similares a los de un mamífero fosorial de tipo *scratch-digger*. Los Dasypodinae, sin embargo, presentan una arquitectura morfológica muy diferente, vinculada a la reducción del quinto dedo de la mano y el concomitante reacomodamiento de los carpales.
- La madurez esquelética y de ciertas estructuras tegumentarias al momento del nacimiento indicarían que los neonatos de *Chaetophractus vellerosus* son esencialmente altriciales. Por el contrario, los recién nacidos de *Dasypus hybridus* poseen características precociales.
- La altricialidad/precocialidad existente entre los armadillos probablemente influya drásticamente en las estrategias de supervivencia y dispersión propias de cada taxón.
- La mayor madurez de los folículos pilosos en los neonatos de *Chaetophractus* podría estar relacionada a la distribución geográfica en climas más fríos respecto a los Dasypodinae.

3. Perspectivas futuras

El estudio de la esqueletogénesis en Xenarthra es relativamente reciente y, si bien se han hecho aportes significativos en la última década, la adquisición de nuevos conocimientos en la temática es necesaria. La aplicación de métodos continuos en el análisis de secuencias es un campo no explorado ni explotado aún, al menos desde los dasipódidos, y que tienen la ventaja de ser menos engorrosos y utilizar los largos de rama, de importancia radical cuando se comparan clados muy alejados. Por otro lado, un punto importante para el estudio de las secuencias de osificación es su resolución. El aporte de cada trabajo lleva consigo aparejada la adición de nuevos especímenes y taxones que quedan a disposición de la comunidad científica.

La utilidad de la identificación de centros de osificación en la interpretación de las homologías entre estructuras puede ser explorada en diversas regiones del esqueleto. Así, por ejemplo, la homología del sinsacro presente en la mayoría de los xenartros y en otros pocos taxones de euterios puede ser correctamente evaluada desde este punto de vista.

La combinación del análisis de secuencias de osificación con estudios morfométricos y de modularidad puede acercar respuestas a preguntas como: ¿Se pueden identificar compartimentos de osificación en el esqueleto de estos mamíferos?, ¿Hay alguna asociación entre la osificación y la morfogénesis de una estructura?, y si es así, cuál es ella? ¿Se puede predecir la secuencia de osificación a partir de la identificación de los módulos?

Estas y otras preguntas relacionadas pueden ser abordadas con estudios de desarrollo y evolución en estos peculiares mamíferos euterios.

APÉNDICE. EVENT-PAIR Y EVENT-PAIR CRACKING

1. Codificación de los eventos de osificación. Cada evento representa el comienzo de osificación de un elemento.

Evento		Codificación
Comienzo de la osificación del Húmero	=	A
Comienzo de la osificación del Radio	=	B
Comienzo de la osificación de la Ulna	=	C
Comienzo de la osificación del escafoides	=	D
Comienzo de la osificación del lunar	=	E
Comienzo de la osificación del piramidal	=	F
Comienzo de la osificación del pisiforme	=	G
Comienzo de la osificación del trapecio	=	H
Comienzo de la osificación del trapecoide	=	I
Comienzo de la osificación del magno	=	J
Comienzo de la osificación del unciforme	=	K
Comienzo de la osificación del 1er metacarpal en osificar	=	L
Comienzo de la osificación del 1era falange proximal anterior en osificar	=	M
Comienzo de la osificación de 1era falange media anterior en osificar	=	N
Comienzo de la osificación de la 1era falange distal anterior en osificar	=	O
Comienzo de la osificación del fémur	=	P
Comienzo de la osificación de la tibia	=	Q
Comienzo de la osificación de la fibula	=	R
Comienzo de la osificación de la patela	=	S
Comienzo de la osificación del astrágalo	=	T
Comienzo de la osificación del calcáneo	=	U
Comienzo de la osificación del navicular	=	V
Comienzo de la osificación del entocuneiforme	=	W
Comienzo de la osificación del mesocuneiforme	=	X
Comienzo de la osificación del ectocuneiforme	=	Y
Comienzo de la osificación del cuboides	=	Z
Comienzo de la osificación de 1 1er metatarsal en osificar	=	a
Comienzo de la osificación de la 1era falange proximal posterior en osificar	=	b
Comienzo de la osificación de la 1era falange media posterior en osificar	=	c
Comienzo de la osificación de la 1era falange distal posterior en osificar	=	d

2. Secuencias de osificación de los taxones considerados en el análisis. Los números representan la posición del evento en la secuencia (número de orden). Los eventos desconocidos en la secuencia o que no suceden en ningún momento son codificados como “?”.

Taxon Elemento																			
		<i>Canis lupus</i>	<i>Felis catus</i>	<i>Sus scrofa</i>	<i>Bos taurus</i>	<i>Equus asinus</i>	<i>Rattus norvegicus</i>	<i>Mus musculus</i>	<i>Mesocricetus auratus</i>	<i>Cavia porcellus</i>	<i>Macaca mulatta</i>	<i>Pan troglodytes</i>	<i>Homo sapiens</i>	<i>Rhombomys opimus</i>	<i>Cryptotis</i> sp.	<i>Dasypus hybridus</i>	<i>Chaetomachirus</i> sp.	<i>Monodelphis domestica</i>	<i>Didelphis marsupialis</i>
A		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	2	1	1
B		1	1	1	4	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1
C		1	1	1	3	2	1	2	1	1	2	1	1	1	1	2	1	1	1
D		14	15	9	15	9	12*	14*	7**	12	7	9	23	12*	11*	6	8	4	9
E		8	11	9	18	9	12*	14*	7**	14	13	8	20	12*	11*	5	8	5	?
F		17	19	9	13	11	13	14	7	13	7	6	18	10	9	6	8	4	8
G		7	9	13	22	9	13	14	7	11	9	10	25	13	11	7	7	6	17
H		11	13	14	?	15	19	16	10	17	13	7	24	15	11	6	9	8	11
I		13	16	11	21	12	20	14	11	18	12	14	24	15	11	7	9	7	11
J		12	12	11	17	13	17	14	10	14	7	4	16	14	11	6	9	4	17
K		10	10	9	14	11	14	14	8	12	7	2	16	10	10	6	8	3	10
L		2	2	4	6	1	3	4	3	3	2	1	7	2	4	1	3	1	2
M		3	5	3	8	3	5	5	4	7	2	1	8	4	7	4	4	1	3
N		3	5	6	9	6	8	9	4	8	3	1	9	7	7	3	4	1	4
O		2	2	2	6	1	4	7	3	3	4	1	7	5	2	1	1	1	1
P		1	1	1	1	1	2	2	2	2	1	1	4	1	1	1	2	1	1
Q		1	1	1	2	1	2	3	2	2	1	1	4	1	1	1	1	1	1
R		1	1	1	5	7	2	3	2	2	1	1	5	1	1	1	1	1	1
S		18	22	13	19	12	22	19	13	19	14	13	19	17	12	8	9	11	18
T		5	8	7	11	8	11	11	6	10	6	2	13	9	7	4	6	5	12
U		4	7	5	10	5	9	8	5	9	5	1	12	8	7	2	4	2	7
V		9	14	10	17	11	15	10	11	16	10	12	22	16	13	7	8	10	15
W		16	21	11	22	14	18	13	9	16	11	5	17	10	11	7	9	10	16
X		15	20	12	20	14	21	17	11	10	10	11	21	15	14	9	9	10	14
Y		12	18	11	12	10	18	15	8	16	8	3	15	14	9	6	8	10	13
Z		0	17	0	10	9	10	15	7	15	0	3	14	11	11	0	0	9	13
a		2	3	4	7	1	3	6	4	5	3	1	6	3	5	2	3	1	3
b		3	6	3	8	4	7	10	5	6	3	1	11	8	6	4	4	1	6
c		3	6	6	9	5	10	12	5	9	4	1	13	8	8	4	5	1	6
d		2	4	2	7	1	6	7	3	4	4	1	10	6	3	1	1	1	5

*Los elementos se encuentran fusionados en el adulto pero se observan dos centros de osificación. ** Los elementos están fusionados en el adulto y se observa un solo centro.

3. Matrices evento x evento para cada taxón. El apareamiento entre dos eventos puede tomar tres estados, que el evento A ocurra antes que el evento B (estado 0), que A ocurra simultáneamente con B (estado 1), que A ocurra después que B (estado 2). Si no se conoce la relación entre los eventos se codifica con “?”. Esta relación (el comienzo de un evento respecto a otro evento de la secuencia) corresponde al carácter que se analiza.

Monodelphis domestica

Evento		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X	Y	Z	a	b	c	d
	Orden	1	1	1	4	5	4	6	8	7	4	3	1	1	1	1	1	1	1	11	5	2	10	10	10	10	9	1	1	1	1
A	1																														
B	1	1																													
C	1	1	1																												
D	4	2	2	2																											
E	5	2	2	2	2																										
F	4	2	2	2	1	0																									
G	6	2	2	2	2	2	2																								
H	8	2	2	2	2	2	2	2																							
I	7	2	2	2	2	2	2	2	0																						
J	4	2	2	2	1	0	1	0	0	0																					
K	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0																				
L	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0																			
M	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1																		
N	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1																	
O	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1																
P	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1															
Q	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1														
R	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1													
S	11	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2												
T	5	2	2	2	2	1	2	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0											
U	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	0										
V	10	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2									
W	10	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	1								
X	10	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	1	1							
Y	10	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	1	1	1						
Z	9	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	0	0	0					
a	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
b	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1			
c	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1		
d	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	

Didelphis marsupialis

Evento		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X	Y	Z	a	b	c	d	
	Orden	1	1	1	9	?	8	17	11	11	17	10	2	3	4	1	1	1	1	18	12	7	15	16	14	13	13	3	6	6	5	
A	1																															
B	1	1																														
C	1	1	1																													
D	9	2	2	2																												
E	?	?	?	?																												
F	8	2	2	2	0	?																										
G	17	2	2	2	2	?	2																									
H	11	2	2	2	2	?	2	0																								
I	11	2	2	2	2	?	2	0	1																							
J	17	2	2	2	2	?	2	1	2	2																						
K	10	2	2	2	2	?	2	0	0	0	0																					
L	2	2	2	2	0	?	0	0	0	0	0	0																				
M	3	2	2	2	0	?	0	0	0	0	0	0	2																			
N	4	2	2	2	0	?	0	0	0	0	0	0	2	2																		
O	1	1	1	1	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0																	
P	1	1	1	1	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1																
Q	1	1	1	1	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1															
R	1	1	1	1	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1														
S	18	2	2	2	2	?	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2													
T	12	2	2	2	2	?	2	0	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	0												
U	7	2	2	2	0	?	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	0											
V	15	2	2	2	2	?	2	0	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2										
W	16	2	2	2	2	?	2	0	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2									
X	14	2	2	2	2	?	2	0	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	0								
Y	13	2	2	2	2	?	2	0	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	0	0							
Z	13	2	2	2	2	?	2	0	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	0	0	1						
a	3	2	2	2	0	?	0	0	0	0	0	0	2	1	0	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0					
b	6	2	2	2	0	?	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2				
c	6	2	2	2	0	?	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1			
d	5	2	2	2	0	?	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0		

Dasypus sp.

Evento		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X	Y	Z	a	b	c	d
	Orden	1	1	1	6	5	6	7	6	7	6	6	1	4	3	1	1	1	1	8	4	2	7	7	9	6	6	2	4	4	1
A	1																														
B	1	1																													
C	1	1	1																												
D	6	2	2	2																											
E	5	2	2	2	0																										
F	6	2	2	2	1	2																									
G	7	2	2	2	2	2	2																								
H	6	2	2	2	1	2	1	0																							
I	7	2	2	2	2	2	2	1	2																						
J	6	2	2	2	1	2	1	0	1	0																					
K	6	2	2	2	1	2	1	0	1	0	1																				
L	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0																			
M	4	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2																		
N	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0																	
O	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0																
P	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1															
Q	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1														
R	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1													
S	8	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2												
T	4	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	2	2	2	2	2	0											
U	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	2	2	2	0	0										
V	7	2	2	2	2	2	2	1	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2									
W	7	2	2	2	2	2	2	1	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	1								
X	9	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2							
Y	6	2	2	2	1	2	1	0	1	0	1	1	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	0	0						
Z	6	2	2	2	1	2	1	0	1	0	1	1	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	0	0	1					
a	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	2	2	2	0	0	1	0	0	0	0	0				
b	4	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	2	2	2	2	2	0	1	2	0	0	0	0	0	2			
c	4	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	2	2	2	2	2	0	1	2	0	0	0	0	0	2	1		
d	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Chaetophractus sp.

Evento		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X	Y	Z	a	b	c	d
	Orden	2	2	2	8	8	8	7	9	9	9	8	3	4	4	1	2	1	1	9	6	4	8	9	9	8	8	3	4	5	1
A	2																														
B	2	1																													
C	2	1	1																												
D	8	2	2	2																											
E	8	2	2	2	1																										
F	8	2	2	2	1	1																									
G	7	2	2	2	0	0	0																								
H	9	2	2	2	2	2	2	2																							
I	9	2	2	2	2	2	2	2	1																						
J	9	2	2	2	2	2	2	2	1	1																					
K	8	2	2	2	1	1	1	2	0	0	0																				
L	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0																			
M	4	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2																		
N	4	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1																	
O	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0																
P	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2															
Q	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0														
R	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1													
S	9	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2												
T	6	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0											
U	4	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	2	2	2	2	0	0										
V	8	2	2	2	1	1	1	2	0	0	0	1	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2									
W	9	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2	2	2								
X	9	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2	2	2	1							
Y	8	2	2	2	1	1	1	2	0	0	0	1	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	1	0	0						
Z	8	2	2	2	1	1	1	2	0	0	0	1	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	1	0	0	1					
a	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0				
b	4	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	2	2	2	2	0	0	1	0	0	0	0	0	2			
c	5	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	0	2	0	0	0	0	0	2	2		
d	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Cryptotis sp.

Evento		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X	Y	Z	a	b	c	d
	Orden	1	1	1	11	11	9	11	11	11	11	10	4	7	7	2	1	1	1	12	7	7	13	11	14	9	11	5	6	8	3
A	1																														
B	1	1																													
C	1	1	1																												
D	11	2	2	2																											
E	11	2	2	2	1																										
F	9	2	2	2	0	0																									
G	11	2	2	2	1	1	2																								
H	11	2	2	2	1	1	2	1																							
I	11	2	2	2	1	1	2	1	1																						
J	11	2	2	2	1	1	2	1	1	1																					
K	10	2	2	2	0	0	2	0	0	0	0																				
L	4	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0																			
M	7	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2																		
N	7	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1																	
O	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0																
P	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0															
Q	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1														
R	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1													
S	12	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2												
T	7	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	2	2	2	2	0											
U	7	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	2	2	2	2	0	1										
V	13	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2									
W	11	2	2	2	1	1	2	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0								
X	14	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2							
Y	9	2	2	2	0	0	1	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	0	0						
Z	11	2	2	2	1	1	2	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	1	0	2					
a	5	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0					
b	6	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	2				
c	8	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	0	0	0	2	2			
d	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Canis lupus

Evento		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X	Y	Z	a	b	c	d					
	Orden	1	1	1	14	8	17	7	11	13	12	10	2	3	3	2	1	1	1	18	5	4	9	16	15	12	6	2	3	3	2					
A	1																																			
B	1	1																																		
C	1	1	1																																	
D	14	2	2	2																																
E	8	2	2	2	0																															
F	17	2	2	2	2	2																														
G	7	2	2	2	0	0	0																													
H	11	2	2	2	0	2	0	2																												
I	13	2	2	2	0	2	0	2	2																											
J	12	2	2	2	0	2	0	2	2	0																										
K	10	2	2	2	0	2	0	2	0	0	0																									
L	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0																								
M	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2																							
N	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1																						
O	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0																					
P	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0																				
Q	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1																			
R	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1																		
S	18	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2																	
T	5	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0																
U	4	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	0															
V	9	2	2	2	0	2	0	2	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2														
W	16	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2													
X	15	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	0												
Y	12	2	2	2	0	2	0	2	2	0	1	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	0	0											
Z	6	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	0	0	0										
a	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0									
b	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2								
c	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1							
d	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0						

Felis catus

Evento		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X	Y	Z	a	b	c	d	
	Orden	1	1	1	15	11	19	9	13	16	12	10	2	5	5	2	1	1	1	22	8	7	14	21	20	18	17	3	6	6	4	
A	1																															
B	1	1																														
C	1	1	1																													
D	15	2	2	2																												
E	11	2	2	2	0																											
F	19	2	2	2	2	2																										
G	9	2	2	2	0	0	0																									
H	13	2	2	2	0	2	0	2																								
I	16	2	2	2	2	2	0	2	2																							
J	12	2	2	2	0	2	0	2	0	0																						
K	10	2	2	2	0	0	0	2	0	0	0																					
L	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0																				
M	5	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2																			
N	5	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1																		
O	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0																	
P	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0																
Q	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1															
R	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1														
S	22	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2													
T	8	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0												
U	7	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	0											
V	14	2	2	2	0	2	0	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2									
W	21	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	0								
X	20	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	0								
Y	18	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	0	0							
Z	17	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	0	0	0						
a	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0					
b	6	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2				
c	6	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1			
d	4	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0		

Sus scrofa

Evento		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X	Y	Z	a	b	c	d	
	Orden	1	1	1	9	9	9	13	14	11	11	9	4	3	6	2	1	1	1	13	7	5	10	11	12	11	8	4	3	6	2	
A	1																															
B	1	1																														
C	1	1	1																													
D	9	2	2	2																												
E	9	2	2	2	1																											
F	9	2	2	2	1	1																										
G	13	2	2	2	2	2	2																									
H	14	2	2	2	2	2	2	2																								
I	11	2	2	2	2	2	2	0	0																							
J	11	2	2	2	2	2	2	0	0	1																						
K	9	2	2	2	1	1	1	0	0	0	0																					
L	4	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0																				
M	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0																			
N	6	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2																		
O	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0																	
P	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0																
Q	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1															
R	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1														
S	13	2	2	2	2	2	2	1	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2													
T	7	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0												
U	5	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	2	2	2	2	0	0											
V	10	2	2	2	2	2	2	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2									
W	11	2	2	2	2	2	2	0	0	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2								
X	12	2	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2							
Y	11	2	2	2	2	2	2	0	0	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	1	0						
Z	8	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	0	0	0						
a	4	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0					
b	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
c	6	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	1	2	2	2	2	0	0	2	0	0	0	0	0	2	2			
d	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		

Bos taurus

Evento		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X	Y	Z	a	b	c	d
	Orden	1	4	3	15	18	13	22	?	21	17	14	6	8	9	6	1	2	5	19	11	10	17	22	20	12	16	7	8	9	7
A	1																														
B	4	2																													
C	3	2	0																												
D	15	2	2	2																											
E	18	2	2	2	2																										
F	13	2	2	2	0	0																									
G	22	2	2	2	2	2	2																								
H	?	?	?	?	?	?	?																								
I	21	2	2	2	2	2	2	0	?																						
J	17	2	2	2	2	0	2	0	?	0																					
K	14	2	2	2	0	0	2	0	?	0	0	0																			
L	6	2	2	2	0	0	0	0	?	0	0	0	0																		
M	8	2	2	2	0	0	0	0	?	0	0	0	2																		
N	9	2	2	2	0	0	0	0	?	0	0	0	2	2																	
O	6	2	2	2	0	0	0	0	?	0	0	0	1	0	0																
P	1	1	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0															
Q	2	2	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	2														
R	5	2	2	2	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	2	2													
S	19	2	2	2	2	2	2	0	?	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2												
T	11	2	2	2	0	0	0	0	?	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0											
U	10	2	2	2	0	0	0	0	?	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	0										
V	17	2	2	2	2	0	2	0	?	0	1	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2									
W	22	2	2	2	2	2	2	1	?	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2								
X	20	2	2	2	2	2	2	0	?	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0							
Y	12	2	2	2	0	0	0	0	?	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	0	0						
Z	16	2	2	2	2	0	2	0	?	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	0	0	2						
a	7	2	2	2	0	0	0	0	?	0	0	0	2	0	0	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0					
b	8	2	2	2	0	0	0	0	?	0	0	0	2	1	0	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	2				
c	9	2	2	2	0	0	0	0	?	0	0	0	2	2	1	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	2	2			
d	7	2	2	2	0	0	0	0	?	0	0	0	2	0	0	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	

Equus asinus

Evento		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X	Y	Z	a	b	c	d	
	Orden	1	1	2	9	9	11	9	15	12	13	11	1	3	6	1	1	1	7	12	8	5	11	14	14	10	9	1	4	5	1	
A	1																															
B	1	1																														
C	2	2	2																													
D	9	2	2	2																												
E	9	2	2	2	1																											
F	11	2	2	2	2	2																										
G	9	2	2	2	1	1	0																									
H	15	2	2	2	2	2	2	2																								
I	12	2	2	2	2	2	2	2	0																							
J	13	2	2	2	2	2	2	2	0	2																						
K	11	2	2	2	2	2	1	2	0	0	0																					
L	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0																				
M	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2																			
N	6	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2																		
O	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0																	
P	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1																
Q	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1															
R	7	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2														
S	12	2	2	2	2	2	2	2	0	1	0	2	2	2	2	2	2	2	2													
T	8	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0												
U	5	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	2	2	2	0	0	0											
V	11	2	2	2	2	2	1	2	0	0	0	1	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2										
W	14	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2									
X	14	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1								
Y	10	2	2	2	2	2	0	2	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	0	0							
Z	9	2	2	2	1	1	0	1	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	0	0	0							
a	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
b	4	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2				
c	5	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	2	2	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	2			
d	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0		

Rattus norvegicus

Evento		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X	Y	Z	a	b	c	d	
	Orden	1	1	1	12	12	13	13	19	20	17	14	3	5	8	4	2	2	2	22	11	9	15	18	21	18	16	3	7	10	6	
A	1																															
B	1	1																														
C	1	1	1																													
D	12	2	2	2																												
E	12	2	2	2	1																											
F	13	2	2	2	2	2																										
G	13	2	2	2	2	2	1																									
H	19	2	2	2	2	2	2	2																								
I	20	2	2	2	2	2	2	2	2																							
J	17	2	2	2	2	2	2	2	0	0																						
K	14	2	2	2	2	2	2	2	0	0	0																					
L	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0																				
M	5	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2																			
N	8	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2																		
O	4	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0																	
P	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0																
Q	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1															
R	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1														
S	22	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2													
T	11	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0												
U	9	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	0											
V	15	2	2	2	2	2	2	2	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2										
W	18	2	2	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2									
X	21	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2								
Y	18	2	2	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	1	0							
Z	16	2	2	2	2	2	2	2	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	0	0	0						
a	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0					
b	7	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2				
c	10	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	0	2	0	0	0	0	0	2	2			
d	6	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0		

Mus musculus

Evento		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X	Y	Z	a	b	c	d	
	Orden	1	1	1	14	14	14	14	16	14	14	14	4	5	9	7	2	3	3	19	11	8	18	13	17	15	15	6	10	12	7	
A	1																															
B	1	1																														
C	1	1	1																													
D	14	2	2	2																												
E	14	2	2	2	1																											
F	14	2	2	2	1	1																										
G	14	2	2	2	1	1	1																									
H	16	2	2	2	2	2	2																									
I	14	2	2	2	1	1	1	1	0																							
J	14	2	2	2	1	1	1	1	0	1																						
K	14	2	2	2	1	1	1	1	0	1	1																					
L	4	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0																				
M	5	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2																			
N	9	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2																		
O	7	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0																	
P	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0																
Q	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2															
R	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1														
S	19	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2													
T	11	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0												
U	8	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	2	2	2	2	0	0											
V	18	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2										
W	13	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0									
X	17	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	2								
Y	15	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	2	0							
Z	15	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	2	0	1						
a	6	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0					
b	10	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	0	2	0	0	0	0	0	2				
c	12	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	0	0	0	0	2	2			
d	7	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	1	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0		

Mesocricetus auratus

Evento		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X	Y	Z	a	b	c	d	
	Orden	1	2	2	7	7	7	7	10	11	10	8	3	4	4	3	2	2	2	13	6	5	11	9	11	8	7	4	5	5	3	
A	1																															
B	2	2																														
C	2	2	1																													
D	7	2	2	2																												
E	7	2	2	2	1																											
F	7	2	2	2	1	1																										
G	7	2	2	2	1	1	1																									
H	10	2	2	2	2	2	2	2																								
I	11	2	2	2	2	2	2	2	2	1	0																					
J	10	2	2	2	2	2	2	2	2	1	0																					
K	8	2	2	2	2	2	2	2	2	0	0	0																				
L	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0																			
M	4	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2																		
N	4	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1																	
O	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0																
P	2	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0															
Q	2	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1														
R	2	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1													
S	13	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2													
T	6	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0												
U	5	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2										
V	11	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0									
W	9	2	2	2	2	2	2	2	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0									
X	11	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	1	2								
Y	8	2	2	2	2	2	2	2	0	0	0	1	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	0	0							
Z	7	2	2	2	1	1	1	1	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	0	0	0						
a	4	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0					
b	5	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	0	1	0	0	0	0	0	2				
c	5	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1			
d	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		

Cavia porcellus

Evento		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X	Y	Z	a	b	c	d	
	Orden	1	1	1	12	14	13	11	17	18	14	12	3	7	8	3	2	2	2	19	10	9	16	16	18	16	15	5	6	9	4	
A	1																															
B	1	1																														
C	1	1	1																													
D	12	2	2	2																												
E	14	2	2	2	2																											
F	13	2	2	2	2	0																										
G	11	2	2	2	0	0	0																									
H	17	2	2	2	2	2	2	2																								
I	18	2	2	2	2	2	2	2	2																							
J	14	2	2	2	2	1	2	2	0	0																						
K	12	2	2	2	1	0	0	2	0	0	0																					
L	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0																				
M	7	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2																			
N	8	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2																		
O	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0																	
P	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0																
Q	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1															
R	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1														
S	19	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2														
T	10	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	0													
U	9	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	0	0												
V	16	2	2	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2											
W	16	2	2	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	1										
X	18	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2									
Y	16	2	2	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	1	1	0								
Z	15	2	2	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	0	0								
a	5	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0						
b	6	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	2					
c	9	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	0	1	0	0	0	0	2	2				
d	4	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		

Rhabdomys pumilio

Evento		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X	Y	Z	a	b	c	d	
	Orden	1	1	1	12	12	10	13	15	15	14	10	2	4	7	5	1	1	1	17	9	8	16	10	15	14	11	3	8	8	6	
A	1																															
B	1	1																														
C	1	1	1																													
D	12	2	2	2																												
E	12	2	2	2	1																											
F	10	2	2	2	0	0																										
G	13	2	2	2	2	2	2																									
H	15	2	2	2	2	2	2	2																								
I	15	2	2	2	2	2	2	2	1																							
J	14	2	2	2	2	2	2	2	0	0																						
K	10	2	2	2	0	0	1	0	0	0	0																					
L	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0																				
M	4	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2																			
N	7	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2																		
O	5	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0																	
P	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0																
Q	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1															
R	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1														
S	17	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2													
T	9	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0												
U	8	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	0											
V	16	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2										
W	10	2	2	2	0	0	1	0	0	0	0	1	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0									
X	15	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	2								
Y	14	2	2	2	2	2	2	2	0	0	1	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	2	0							
Z	11	2	2	2	0	0	2	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	2	0	0						
a	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0					
b	8	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	0	1	0	0	0	0	0	2				
c	8	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1			
d	6	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0		

Macaca mulatta

Evento		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X	Y	Z	a	b	c	d	
	Orden	1	1	1	7	13	7	9	13	12	7	7	2	2	3	4	1	1	1	14	6	5	10	11	10	8	8	3	3	4	4	
A	1																															
B	1	1																														
C	1	1	1																													
D	7	2	2	2																												
E	13	2	2	2	2																											
F	7	2	2	2	1	0																										
G	9	2	2	2	2	0	2																									
H	13	2	2	2	2	1	2	2																								
I	12	2	2	2	2	0	2	2	0																							
J	7	2	2	2	1	0	1	0	0	0																						
K	7	2	2	2	1	0	1	0	0	0	1																					
L	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0																				
M	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1																			
N	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2																		
O	4	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2																	
P	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0																
Q	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1															
R	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1														
S	14	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2													
T	6	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0												
U	5	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	0											
V	10	2	2	2	2	0	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2										
W	11	2	2	2	2	0	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2									
X	10	2	2	2	2	0	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	1	0								
Y	8	2	2	2	2	0	2	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	0	0							
Z	8	2	2	2	2	0	2	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	0	0	1						
a	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	1	0	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0					
b	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	1	0	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1				
c	4	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	1	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2			
d	4	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	1	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	1		

Pan troglodytes

Evento		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X	Y	Z	a	b	c	d
	Orden	1	1	1	9	8	6	10	7	14	4	2	1	1	1	1	1	1	1	13	2	1	12	5	11	3	3	1	1	1	1
A	1																														
B	1	1																													
C	1	1	1																												
D	9	2	2	2																											
E	8	2	2	2	0																										
F	6	2	2	2	0	0																									
G	10	2	2	2	2	2	2																								
H	7	2	2	2	0	0	2	0																							
I	14	2	2	2	2	2	2	2	2																						
J	4	2	2	2	0	0	0	0	0	0																					
K	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0																				
L	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0																			
M	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1																	
N	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1																
O	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1															
P	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1														
Q	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1													
R	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1												
S	13	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2											
T	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	2	2	2	2	2	2	0										
U	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0									
V	12	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2								
W	5	2	2	2	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0							
X	11	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	2						
Y	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	0	0					
Z	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	0	0	1				
a	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0				
b	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1			
c	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1		
d	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	

Homo sapiens

Evento		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X	Y	Z	a	b	c	d	
	Orden	3	1	2	23	20	18	25	24	24	16	16	7	8	9	7	4	4	5	19	13	12	22	17	21	15	14	6	11	13	10	
A	3																															
B	1	0																														
C	2	0	2																													
D	23	2	2	2																												
E	20	2	2	2	0																											
F	18	2	2	2	0	0																										
G	25	2	2	2	2	2	2																									
H	24	2	2	2	2	2	2	0																								
I	24	2	2	2	2	2	2	0	1																							
J	16	2	2	2	0	0	0	0	0	0																						
K	16	2	2	2	0	0	0	0	0	0	1																					
L	7	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0																				
M	8	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2																			
N	9	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2																		
O	7	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0																	
P	4	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0																
Q	4	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1															
R	5	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2														
S	19	2	2	2	0	0	2	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2													
T	13	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0												
U	12	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	0											
V	22	2	2	2	0	2	2	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2										
W	17	2	2	2	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0									
X	21	2	2	2	0	2	2	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2								
Y	15	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	0	0							
Z	14	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	0	0	0						
a	6	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0					
b	11	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2				
c	13	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	1	2	0	0	0	0	0	2	2			
d	10	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0		

4. Estados de carácter para cada taxón ingresados en la matriz de taxón/carácter. Corresponden a los estados de la relación del evento de la fila respecto al de la columna de la matriz de eventos x eventos de cada taxón, ordenados de izquierda a derecha y de arriba hacia abajo (el primer estado corresponde a la relación de **B** vs. **A**, mientras que el último corresponde a **d** vs. **c**). Así, la relación de posición de un evento respecto a otro en la secuencia se transforma en el carácter que se utiliza en el análisis filogenético. La notación se realiza de esta manera debido a que el tamaño de la matriz es muy grande. Los caracteres que se presentan en cada párrafo corresponden a una sola fila de la matriz de taxón x carácter.

Monodelphis domestica

111222222222102222222222222222220222101000222000000011100000000111000
00000111100000000111110000000011111100000000111111100000000111111100000
000111111222222222222222222212000222222222202220000000022222200222222
222222222220222222222222222222022122222222222222202211222222222222
22222202211122222222222222222202200001110000000011111100000000111000000
0011111110000000011110000000011111100000000111110000000011111100000000
111

Didelphis marsupialis

111222????2220?2222?22222?202222?2012222?21222222?200002220?0000002220?0
0000022220?000000221110?0000000001110?00000000011110?000000000111110?000
0000001112222?2222222222222222?202202222222222202220?000000222222002222?2
0220222222220222222?20220222222220222222?2022022222222022002222?2022022
2222220220002222?202202222222202200012220?0000002102222000000002220?0000
0022222220000000022220?000000222222200000000212220?000000222222200000000
200

Dasypus sp.

111222222022212222222222121022222212222121010222121010111100000000222000
000002222000000002011100000000100111000000001001111000000001001111100000
0001001112222222222222222222220000000021222220222200000000200222200222222
1212222222220222222212122222222022122222222222222222222222121010112
222222022000222121010112222222022000122200000000200222200100000222000000
002122222012000002222000000002122222012000002111100000000100111100000000
000

Chaetophractus sp.

1112222221222112220002222222222222222222222222211222111200022200000000222000
00000222200000000210000000000000011100000000002000000000000001000000000

00000010122222211122222222220000000022222202220000000211222200222111
2000122222220222222221112222222122222222111222222212221222111200012
222222022100222111200012222222022100122200000000100222200000000222000000
00211222200100000222200000000222222002000002200000000000000101100000000
000

Cryptotis sp.

111222222122200222112222112122211211222112111222002000022200000000222000
00000222200000000021222000000000000111000000000000111000000000000111100000
0000000112222222222222222222000000002112222022200000000211222201222222
2222222222222222112111122222220220222222222222222222222222222222222001000002
22222202200022211211112222222022010222200000000200222200000000222000000
0020022220000000022220000000022222202200000222220000000000222200000000
000

Canis lupus

11122222202222222200022202022222020222220202222020200022200000000222000
000002222000000002122200000000100111000000000000111000000000000111100000
00000001122222222222222222220000000022222202220000000022222200222020
200002222220222222220222222222222222222222222222222220222022020220122
22222202220022200000000222222022000022200000000100122200000000222000000
002112222000000002222000000002112222000000002122200000000100122200000000
100

Felis catus

1112222220222222220002220202222220222220200222000200022200000000222000
000002222000000002122200000000100111000000000000111000000000000111100000
00000001122222222222222222220000000022222202220000000022222200222020
22022222222022202220222220222222
222222022200222220222222222222222200022200000000200222200000000222000000
00222222200000000222200000000222222000000002122200000000200222200000000
200

Sus scrofa

1112222221222112222222222222222200222222001222111000022200000000222000
00000022200000000222200000000000111000000000000111000000000000111100000
0000000112222221022222222222200000000222222022200000000220222200222222
00002222222022222220011222222202222222200222222222222222222001122
22222202221022200000000222222022000022200000000120222200000000222000000
000102222000000000222000000002212222002000002222200000000000122200000000
000

Bos taurus

22022222222200222222??????2222220?2222020?02220020?002220000?000222000
0?00022220000?00022220000?0001001000000?00000002000000?000000022220000?
000000022222220?0222222222220000?000222222202220000?000222222200222202
0?012222222022222221?222222222222222220?022222222222202220000?0002
2222220220002222020?002222222202200022220000?0002002222000000002220000?0

0021022220000000022220000?000221222200000000222220000?000200222200000000
100

Equus asinus

12222222212222222211022222222222202222222202222221200011000000000222000
000002222000000002211000000000100110000000001001110000000001001122200000
000222222222222010222222222200000000222222022200000000220222000222221
200012222222022222222202222222222222222220222222222221222220200002
22222202200022211010000222222022000011000000000100111000000000222000000
0022022220000000002222000000002202220001000002211000000000100111000000000
100

Rattus norvegicus

111222222122222222212222222222222222200222222200022200000000222000
000002222000000000222220000000002002220000000000000222000000000000122200000
0000000112222222222222222220000000022222202220000000022222200222222
2000222222220222222222002222222202222222222222222220222222222200222
2222220221022222220002222222022200022200000000100022200000000222000000
00220222200000000222200000000222222002000002222200000000220222200000000
200

Mus musculus

11122222212221122211122222222221110222111101222111101122200000000222000
000002222000000000222220000000002202220000000000000222000000000000222200000
00000002122222222222222222200000000222222022200000000220222200222222
2222222222202222220000000022222202202222222222222220220222222202222
22222202202022222220222222222022020122200000000220022200000000222000000
00222222200200000222200000000222222022000002222200000000220122200000000
200

Mesocricetus auratus

22122222212221122211122222222222222222210222222200022200000000222000
00000222200000000021222000000000100211000000000000211000000000000121100000
00000001122222222222222222220000000022222202220000000022222200222222
22122222222202222222220002222222022022222221222222220221222222200012
22222202200022211110000222222022000022200000000211222200000000222000000
00222222200100000222200000000222222001000002122200000000100122200000000
000

Cavia porcellus

111222222222202220002222222222222222212200222100200022200000000222000
00000222200000000022222000000000100222000000000000222000000000000122200000
00000001122222222222222222220000000022222202220000000022222200222222
200222222222022222222200222222220221222222221222222220222222222200222
22222202211022222220022222222022000022200000000200222200000000222000000
002002222000000000222200000000222222001000002222200000000200222200000000
000

Rhabdomys pumilio

11122222212220022222222222222222221222222200222001000022200000000222000
0000022220000000022222000000000220111000000000000111000000000000111100000
00000001122222222222222222222200000000222222202220000000022222220022222
2222222222202222200100001222222202202222221122222222202202222222200122
222222022022222002000022222222022020022200000000200022200000000222000000
0022222220010000022220000000022222220010000021222000000002202222200000000
200

Macaca mulatta

111222222222210222202222212222220220222101000222101000122200000000222000
0000012220000000022222000000000222111000000000000111000000000000111100000
000000011222222222222222222222000000002222222022200000000222222200222202
200222222222022222202200222222220222222202200222222222022102222202000222
2222220220002222202000222222220220001222000000002210222200000000222000000
002210222000000001222000000002221222000000002222200000000222122200000000
221

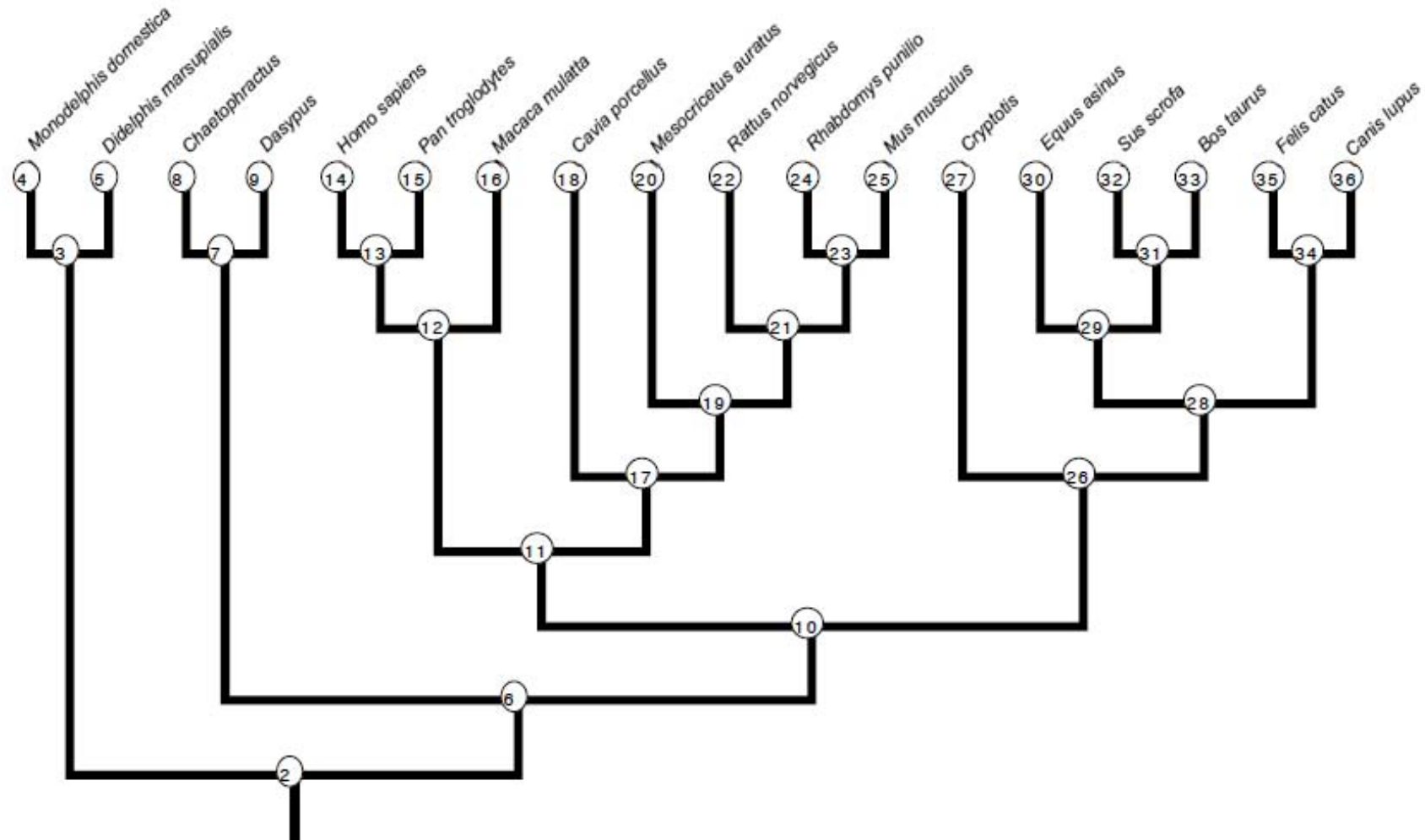
Pan troglodytes

111222222022200222222222200202222222222000000222000000011100000000111000
00000111100000000111110000000011111100000000111111100000000111111100000
000111111222222220222222222222000000012222222011100000000111111100222222
220222222222022222000000022222222022022222220222222222022022222000000022
222222022000222000000002222222202200011110000000011111100100000111000000
00111111100100000111100000000111111100100000111110000000011111100100000
111

Homo sapiens

002222222022200222222222222022222201222000000222000000122200000000222000
0000022220000000022222000000000100222000000000000222000000000000122200000
0000000222220020002222222222200000000222222022200000000222222200222022
0002222222222222200000022222222022022220220002222222222202222000000002
222222022000222000000002222222022000022200000000000022200000000222000000
002222222000000002222000000002222222012000002222200000000222222200000000
200

5. Filogenia de referencia donde se mapearon los caracteres utilizando el modelo de parsimonia de estados ancestrales de Mesquite (Maddison y Maddison, 2010).



Nómina de los nodos más importantes:

Nodo 2: MAMMALIA
 Nodo 3: METATHERIA
 Nodo 6: EUTHERIA
 Nodo 7: XENARTHRA
 Nodo 10: BOREOEUTHERIA
 Nodo 11: EUARCHONTOGLIRES
 Nodo 12: Primates
 Nodo 17: Rodentia
 Nodo 26: LAURASIATHERIA
 Nodo 27: Eulipotyphla
 Nodo 28: Scrotifera
 Nodo 29: Euungulata
 Nodo 30: Perissodactyla
 Nodo 31: Cetartiodactyla
 Nodo 34: Carnivora

6. Estados de carácter de los nodos ancestrales. Los caracteres que presentaron más de un estado y aquellos donde el estado fue “1” se recodificaron como “?”. La recodificación de los estados que indican la simultaneidad de dos eventos (codificados con 1) se debe a que la probabilidad de que dos eventos sean efectivamente simultáneos a lo largo de una secuencia es muy baja, por lo tanto, es más conservador considerar la relación entre esos dos eventos como incierta (?).

		NODOS																
Eventos-apareados	Carácter Nº	2	3	6	7	10	11	12	13	17	19	21	23	26	28	29	31	34
B-A	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
C-A	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
C-B	3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
D-A	4	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
D-B	5	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
D-C	6	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
E-A	7	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
E-B	8	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
E-C	9	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
E-D	10	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0

F-A	11	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
F-B	12	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
F-C	13	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
F-D	14	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	2
F-E	15	0	0	0	?	0	0	0	0	0	?	?	?	0	?	?	?	2
G-A	16	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
G-B	17	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
G-C	18	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
G-D	19	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	?	?	?	2	0
G-E	20	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	?	?	?	2	0
G-F	21	2	2	2	2	2	2	2	2	?	?	?	?	2	?	?	2	0
H-A	22	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
H-B	23	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
H-C	24	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
H-D	25	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0
H-E	26	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
H-F	27	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0
H-G	28	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
I-A	29	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
I-B	30	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
I-C	31	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
I-D	32	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
I-E	33	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
I-F	34	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0
I-G	35	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2
I-H	36	?	?	?	?	?	?	?	?	2	2	2	?	?	?	0	0	2
J-A	37	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
J-B	38	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
J-C	39	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
J-D	40	?	?	?	?	?	?	?	0	2	2	2	2	?	?	2	2	0
J-E	41	?	?	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2
J-F	42	2	2	2	2	2	2	?	0	2	2	2	2	2	2	2	2	0
J-G	43	?	?	?	?	?	?	0	0	2	2	2	2	?	?	?	0	2
J-H	44	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
J-I	45	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
K-A	46	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
K-B	47	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
K-C	48	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
K-D	49	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	0	0	0	0	0
K-E	50	0	0	0	?	0	0	0	0	0	?	?	?	0	0	0	0	0
K-F	51	0	0	0	?	0	0	0	0	0	2	2	?	0	0	?	?	0
K-G	52	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	?	0	?	?	0	2
K-H	53	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
K-I	54	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
K-J	55	0	0	0	0	0	0	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0
L-A	56	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
L-B	57	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
L-C	58	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
L-D	59	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
L-E	60	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
L-F	61	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
L-G	62	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
L-H	63	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
L-I	64	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
L-J	65	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
L-K	66	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
M-A	67	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
M-B	68	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
M-C	69	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
M-D	70	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
M-E	71	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
M-F	72	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

M-G	73	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
M-H	74	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
M-I	75	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
M-J	76	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
M-K	77	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
M-L	78	2	2	2	2	2	2	?	?	2	2	2	2	2	2	2	2	2
N-A	79	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
N-B	80	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
N-C	81	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
N-D	82	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N-E	83	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N-F	84	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N-G	85	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N-H	86	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N-I	87	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N-J	88	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N-K	89	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N-L	90	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
N-M	91	?	?	?	?	?	2	2	2	2	2	2	2	?	?	2	2	?
O-A	92	?	?	?	?	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
O-B	93	?	?	?	?	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
O-C	94	?	?	?	?	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
O-D	95	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
O-E	96	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
O-F	97	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
O-G	98	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
O-H	99	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
O-I	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
O-J	101	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
O-K	102	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
O-L	103	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	2	?	?	?	?	?
O-M	104	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
O-N	105	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P-A	106	?	?	?	?	?	?	?	?	2	2	2	2	?	?	?	?	?
P-B	107	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
P-C	108	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
P-D	109	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P-E	110	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P-F	111	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P-G	112	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P-H	113	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P-I	114	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P-J	115	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P-K	116	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P-L	117	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P-M	118	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P-N	119	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P-O	120	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Q-A	121	?	?	?	?	?	?	?	?	2	2	2	2	?	?	?	?	?
Q-B	122	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Q-C	123	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Q-D	124	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Q-E	125	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Q-F	126	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Q-G	127	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Q-H	128	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Q-I	129	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Q-J	130	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Q-K	131	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Q-L	132	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Q-M	133	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Q-N	134	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Q-O	135	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Q-P	136	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
R-A	137	?	?	?	?	?	?	?	?	2	2	2	2	?	?	?	?	?
R-B	138	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
R-C	139	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
R-D	140	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
R-E	141	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
R-F	142	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
R-G	143	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
R-H	144	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
R-I	145	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
R-J	146	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
R-K	147	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
R-L	148	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
R-M	149	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
R-N	150	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
R-O	151	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
R-P	152	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
R-Q	153	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
S-A	154	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
S-B	155	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
S-C	156	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
S-D	157	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
S-E	158	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
S-F	159	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
S-G	160	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	?	2
S-H	161	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2
S-I	162	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2
S-J	163	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
S-K	164	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
S-L	165	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
S-M	166	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
S-N	167	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
S-O	168	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
S-P	169	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
S-Q	170	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
S-R	171	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
T-A	172	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
T-B	173	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
T-C	174	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
T-D	175	?	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T-E	176	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T-F	177	?	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T-G	178	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T-H	179	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T-I	180	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T-J	181	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T-K	182	?	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T-L	183	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
T-M	184	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
T-N	185	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
T-O	186	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
T-P	187	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
T-Q	188	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
T-R	189	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
T-S	190	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
U-A	191	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
U-B	192	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
U-C	193	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
U-D	194	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
U-E	195	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

U-F	196	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
U-G	197	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
U-H	198	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
U-I	199	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
U-J	200	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
U-K	201	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
U-L	202	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
U-M	203	2	2	2	?	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
U-N	204	2	2	2	?	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	?	?	2
U-O	205	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
U-P	206	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
U-Q	207	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
U-R	208	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
U-S	209	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
U-T	210	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
V-A	211	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
V-B	212	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
V-C	213	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
V-D	214	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0
V-E	215	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
V-F	216	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0
V-G	217	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2
V-H	218	?	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	?	?	0	0	?
V-I	219	?	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
V-J	220	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	?	0	0	?
V-K	221	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
V-L	222	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
V-M	223	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
V-N	224	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
V-O	225	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
V-P	226	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
V-Q	227	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
V-R	228	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
V-S	229	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
V-T	230	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
V-U	231	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
W-A	232	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
W-B	233	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
W-C	234	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
W-D	235	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	0	2	2	2	2	2
W-E	236	2	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2	0	2	2	2	2	2
W-F	237	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	?	2	2	2	2	2
W-G	238	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	0	2	2	2	?	2
W-H	239	2	2	2	2	?	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0	0	2
W-I	240	?	2	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	?	2	2	2	2
W-J	241	2	2	2	2	2	2	2	2	?	?	0	2	2	2	2	2	2
W-K	242	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	?	2	2	2	2	2	2
W-L	243	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
W-M	244	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
W-N	245	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
W-O	246	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
W-P	247	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
W-Q	248	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
W-R	249	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
W-S	250	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0
W-T	251	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
W-U	252	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
W-V	253	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	0	?	2	2	2	2
X-A	254	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
X-B	255	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
X-C	256	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
X-D	257	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2

X-E	258	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
X-F	259	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
X-G	260	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2
X-H	261	2	2	2	2	2	2	?	?	2	2	2	2	2	2	0	0	2
X-I	262	2	2	2	2	2	?	0	0	?	?	?	?	2	2	2	2	2
X-J	263	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
X-K	264	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
X-L	265	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
X-M	266	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
X-N	267	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
X-O	268	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
X-P	269	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
X-Q	270	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
X-R	271	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
X-S	272	?	0	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	0
X-T	273	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
X-U	274	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
X-V	275	?	?	2	2	2	2	?	0	2	2	2	0	2	2	2	2	2
X-W	276	?	?	?	?	2	2	2	2	2	2	2	2	2	?	?	?	0
Y-A	277	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Y-B	278	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Y-C	279	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Y-D	280	2	2	2	?	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Y-E	281	2	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Y-F	282	?	2	?	?	?	2	2	0	2	2	2	2	?	0	0	0	0
Y-G	283	?	?	?	?	?	?	0	0	2	2	2	2	?	?	?	0	2
Y-H	284	?	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Y-I	285	?	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Y-J	286	0	0	0	0	0	?	?	0	?	?	2	2	0	0	0	0	?
Y-K	287	2	2	2	?	2	2	2	2	2	2	2	2	?	?	?	?	2
Y-L	288	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Y-M	289	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Y-N	290	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Y-O	291	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Y-P	292	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Y-Q	293	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Y-R	294	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Y-S	295	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Y-T	296	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Y-U	297	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Y-V	298	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Y-W	299	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	2	0	0	0	0	0
Y-X	300	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Z-A	301	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Z-B	302	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Z-C	303	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Z-D	304	2	2	2	?	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Z-E	305	2	2	2	2	?	?	0	0	2	2	2	2	?	?	?	0	?
Z-F	306	2	2	2	?	2	2	2	0	2	2	2	2	2	0	0	0	0
Z-G	307	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	0	0	0	0	0
Z-H	308	?	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Z-I	309	?	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Z-J	310	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Z-K	311	2	2	2	?	2	2	2	2	2	2	2	2	2	?	?	?	?
Z-L	312	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Z-M	313	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Z-N	314	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Z-O	315	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Z-P	316	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Z-Q	317	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Z-R	318	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2

Z-S	319	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Z-T	320	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Z-U	321	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Z-V	322	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Z-W	323	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
Z-X	324	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Z-Y	325	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	?	0	0	0	0
a-A	326	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
a-B	327	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
a-C	328	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
a-D	329	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
a-E	330	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
a-F	331	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
a-G	332	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
a-H	333	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
a-I	334	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
a-J	335	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
a-K	336	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
a-L	337	2	2	2	2	2	2	?	2	2	2	2	2	2	?	?	?	?
a-M	338	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
a-N	339	0	0	0	0	0	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
a-O	340	2	2	2	2	2	0	0	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2
a-P	341	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
a-Q	342	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
a-R	343	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
a-S	344	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
a-T	345	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
a-U	346	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
a-V	347	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
a-W	348	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
a-X	349	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
a-Y	350	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
a-Z	351	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
b-A	352	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
b-B	353	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
b-C	354	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
b-D	355	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
b-E	356	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
b-F	357	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
b-G	358	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
b-H	359	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
b-I	360	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
b-J	361	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
b-K	362	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
b-L	363	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
b-M	364	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
b-N	365	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	?	?	0	0	?
b-O	366	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
b-P	367	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
b-Q	368	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
b-R	369	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
b-S	370	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
b-T	371	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
b-U	372	0	0	0	?	0	0	0	0	0	?	?	?	0	0	0	0	0
b-V	373	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
b-W	374	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
b-X	375	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
b-Y	376	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
b-Z	377	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
b-a	378	2	2	2	2	2	?	?	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
c-A	379	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2

c-B	380	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
c-C	381	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
c-D	382	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
c-E	383	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
c-F	384	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
c-G	385	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
c-H	386	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
c-I	387	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
c-J	388	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
c-K	389	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
c-L	390	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
c-M	391	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
c-N	392	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	?	?	?	?
c-O	393	2	2	2	2	2	2	?	?	2	2	2	2	2	2	2	2	2
c-P	394	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
c-Q	395	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
c-R	396	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
c-S	397	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
c-T	398	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
c-U	399	?	0	?	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
c-V	400	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
c-W	401	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
c-X	402	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
c-Y	403	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
c-Z	404	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
c-a	405	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
c-b	406	?	?	?	?	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	?
d-A	407	?	?	?	?	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
d-B	408	?	?	?	?	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
d-C	409	?	?	?	?	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
d-D	410	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
d-E	411	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
d-F	412	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
d-G	413	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
d-H	414	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
d-I	415	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
d-J	416	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
d-K	417	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
d-L	418	?	?	?	?	?	2	2	2	2	2	2	2	?	?	?	?	?
d-M	419	?	?	0	0	0	0	2	2	0	0	2	2	0	0	0	0	0
d-N	420	?	?	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
d-O	421	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
d-P	422	?	?	?	?	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
d-Q	423	?	?	?	?	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
d-R	424	?	?	?	?	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
d-S	425	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
d-T	426	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
d-U	427	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
d-V	428	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
d-W	429	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
d-X	430	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
d-Y	431	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
d-Z	432	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
d-a	433	?	?	0	0	0	0	2	2	0	0	2	2	0	?	?	?	?
d-b	434	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
d-c	435	0	0	0	0	0	0	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0

7. Reconstrucción de las secuencias ancestrales. A cada evento en la secuencia se le asigna un valor (valor de mapeo) que es igual a la sumatoria de valores que se obtienen de la relación de cada evento con todos los otros. Así, si el evento considerado se encuentra antes que el evento a confrontar se asigna el valor de 1, si el evento es “?” respecto al confrontado se le asigna un valor de 0,5, y si se encuentra después su valor es 0. Una vez confrontado el evento considerado con todos los otros se suman los valores obtenidos. Esto se repite con todos los eventos de la secuencia. A continuación se muestran los valores de mapeo obtenidos para cada evento en todos los nodos.

Nodo Evento	2	3	6	7	10	11	12	13	17	19	21	23	26	28	29	31	34
A	25,5	25,5	25,5	25,5	26,5	26,5	26,5	26,5	28	28	28	28	26,5	26,5	26,5	26,5	26,5
B	25,5	25,5	25,5	25,5	26,5	26,5	26,5	26,5	26,5	26,5	26,5	26,5	26,5	26,5	26,5	26,5	26,5
C	25,5	25,5	25,5	25,5	26,5	26,5	26,5	26,5	26,5	26,5	26,5	26,5	26,5	26,5	26,5	26,5	26,5
D	11,5	12	11	10	11	11	11	6	11,5	11,5	11,5	10,5	10	10	10,5	11	7
E	10,5	10,5	10,5	11,5	10	10	6,5	7	10,5	11,5	11,5	10,5	9,5	10	10	10	10,5
F	11,5	12,5	11	10,5	11	11,5	11	8	11	11,5	11,5	10,5	11	8,5	9	9,5	3
G	7	7	7	7	7	7	6	4	10,5	10,5	10,5	9	8	9	9	2	12
H	5	6,5	4	4,5	3,5	3	2,5	3,5	3,5	3,5	3,5	3,5	3,5	3,5	0	0	7,5
I	4,5	6,5	3	3	3	2	1,5	0,5	1,5	1,5	1,5	3	3	3,5	4	5	4
J	7,5	5,5	7	6,5	7	7,5	7	10,5	6,5	6	6,5	6	7	6	5,5	6	8
K	13	13,5	12,5	10,5	12,5	12,5	12	12,5	11,5	10	10	10,5	12,5	11,5	11	11,5	11,5
L	22	22	22	22	22	22,5	22	21,5	22,5	22,5	23	23	22	21,5	21,5	21,5	21,5
M	19	19	18	18,5	18	19	20,5	20,5	19	19	20	21	18	18	18,5	18,5	18
N	18,5	18,5	18	17,5	18	17,5	19	19	17,5	17,5	17,5	18	18	17,5	16	16	17,5
O	25	25	25	25	22	22	20,5	20,5	22	22	20,5	19,5	22	22	22	22	22
P	25,5	25,5	25,5	25,5	26,5	26,5	26,5	26,5	26	26	26	26	26,5	26,5	26,5	26,5	26,5
Q	25,5	25,5	25,5	25,5	26,5	26,5	26,5	26,5	26	26	26	26	26,5	26,5	26,5	26,5	26,5
R	25,5	25,5	25,5	25,5	26,5	26,5	26,5	26,5	26	26	26	26	26,5	26,5	26,5	26,5	26,5
S	0,5	0	0,5	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0,5	2	2,5	0
T	12	10,5	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14
U	15,5	15	15,5	17,5	15,5	15,5	15,5	15,5	15,5	16	16	16	15,5	15,5	16	16	15
V	3	2	4	4	4	4	3,5	2,5	4	4	4	1	4	5	6	7	8
W	2,5	2	2,5	2,5	3,5	4,5	5,5	9	5	5,5	5,5	12	3,5	2	2	2,5	1
X	1,5	2	1	1	0,5	1,5	3	3,5	1,5	1,5	1,5	2,5	0,5	1	2	3	1
Y	7,5	6	8,5	9,5	8,5	7,5	9	11,5	6	6	5,5	5	9	9	9	9,5	5,5
Z	7,5	6,5	8,5	10	9	9	9,5	11,5	8	8	8	7	9	11	11	11,5	11
a	20	20	20	20	20	20	21	21,5	20	20	22	22	20	21	21	21	21
b	17,5	17,5	17,5	17	18	17,5	18	18	17,5	17	17	16,5	18	18	18,5	18,5	17,5
c	16	16,5	16	15,5	15,5	15,5	16,5	16,5	15,5	15,5	15,5	15,5	15,5	16	16	16	17
d	23,5	23,5	25	25	22	21,5	18	18	21,5	21,5	19,5	19,5	22	21,5	21,5	21,5	21,5

Finalmente, se ordenan los valores de mapeo obtenidos para cada evento de mayor a menor. Los de mayor valor serán los primeros de la secuencia y los de menor valor los últimos. Los eventos que tengan el mismo valor se considera que suceden simultáneamente. Este procedimiento se repite con todos los nodos del árbol. De esta manera se obtienen las secuencias de los nodos ancestrales, que se muestran en la siguiente tabla:

		NODOS															
Evento	2	3	6	7	10	11	12	13	17	19	21	23	26	28	29	31	34
A	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
B	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	1	1	1	1	1
C	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	1	1	1	1	1
D	13	13	11	12	8	12	11	15	12	14	14	14	9	12	9	9	16
E	14	14	12	10	9	13	15	14	14	14	14	14	10	12	10	10	13
F	13	12	11	11	8	11	11	13	13	14	14	14	8	14	11	11	19
G	16	15	14	14	12	16	16	16	14	15	15	15	12	13	11	17	10
H	17	16	15	16	14	19	20	17	20	21	21	19	15	17	16	18	15
I	18	16	16	18	15	20	21	19	21	22	22	20	16	17	14	14	18
J	15	18	14	15	12	15	14	11	16	18	18	17	13	15	13	13	14
K	11	11	10	11	7	10	10	9	12	16	16	14	7	10	8	8	11
L	4	4	3	3	2	2	2	2	4	4	4	4	2	3	3	3	3
M	6	6	5	5	4	6	4	3	8	8	7	6	4	5	5	5	5
N	7	7	5	6	4	7	5	4	9	9	9	8	4	6	6	6	6
O	2	2	2	2	2	3	4	3	5	5	6	7	2	2	2	2	2
P	1	1	1	1	1	1	1	1	3	3	3	3	1	1	1	1	1
Q	1	1	1	1	1	1	1	1	3	3	3	3	1	1	1	1	1
R	1	1	1	1	1	1	1	1	3	3	3	3	1	1	1	1	1
S	22	20	19	21	16	22	22	20	22	23	23	23	17	20	15	16	21
T	12	14	9	9	6	9	9	8	11	13	13	12	6	9	7	7	9
U	10	10	8	6	5	8	8	7	10	11	11	10	5	8	6	6	8
V	19	19	15	17	13	18	18	18	19	20	20	22	14	16	12	12	14
W	20	19	17	19	14	17	17	12	18	19	19	13	15	18	15	16	20
X	21	19	18	20	16	21	19	17	21	22	22	21	17	19	15	15	20
Y	15	17	13	13	11	15	13	10	17	18	19	18	11	13	11	11	17
Z	15	16	13	12	10	14	12	10	15	17	17	16	11	11	8	8	12
a	5	5	4	4	3	5	3	2	7	7	5	5	3	4	4	4	4
b	8	8	6	7	4	7	6	5	9	10	10	9	4	5	5	5	6
c	9	9	7	8	5	8	7	6	10	12	12	11	5	7	6	6	7
d	3	3	2	2	2	4	6	5	6	6	8	7	2	3	3	3	3

8. Matrices evento x evento de los nodos ancestrales. Se construyen matrices para cada nodo de forma similar a las matrices de eventos x eventos que se construyeron para los taxones terminales. Se obtienen así los caracteres cuyos estados se codifican de la misma manera que en las matrices de eventos x eventos de los taxones terminales.

9. Identificación de los cambios sinapomórficos. Se compara el valor del carácter para cada par de eventos de cada nodo ancestral respecto a su descendiente. Así, se calcula el cambio relativo (**CR**) entre dos nodos a partir de la fórmula:

$$CR = [(N_i - N_j) \times (-1)]$$

Donde **N_i** corresponde al valor del estado de carácter del nodo ancestral y **N_j** al valor del estado de carácter del nodo descendiente. Si los estados son los mismos en ambos nodos $CR=0$, mientras que si hay estados diferentes $CR \neq 0$ (con valores que oscilan entre -2 y 2). Si $CR \neq 0$ significa que hubo un cambio a lo largo de la rama y se considera tal cambio sinapomórfico. Como los estados analizados son tratados con el mismo peso y desordenados, los cambios positivos tendrán un valor de +1, y los que son negativos un valor de -1 (se reemplazan los valores positivos por +1 y los negativos por -1). A partir de aquí el objetivo se vuelca a distinguir entre aquellos cambios que corresponden a movimientos reales o activos de eventos en la secuencia y los eventos que se mueven solo de forma aparente.

10. Cálculo del valor de cambio relativo total (CRT) y cambio relativo absoluto (CRA) para cada evento a lo largo de cada rama. Estos valores solo se calculan para aquellos eventos que hayan participado en cambios sinapomórficos (cambios con $CR \neq 0$).

Como **ejemplo** se muestra a continuación el cálculo del CRT y CRA entre el **Nodo 6** (Placentalia) y el **Nodo 7** (Xenarthra), sin embargo esto se repite a lo largo de todas las ramas del árbol. Se seleccionaron solo los pares de eventos que tuvieran un $CR \neq 0$, es decir, aquellos donde hubiera un cambio sinapomórfico.

						Eventos que constituyen el par	
Carácter Nº	Eventos apareados	Estado en el Nodo 6	Estado en el Nodo 7	Cambio relativo $[(N6 - N7)*(-1)]$	Reemplazo	En la fila	En la columna
10	E-D	2	0	-2	-1	E	D
14	F-D	1	0	-1	-1	F	D
15	F-E	0	2	2	1	F	E
43	J-G	1	2	1	1	J	G
50	K-E	0	2	2	1	K	E
51	K-F	0	1	1	1	K	F
91	N-M	1	2	1	1	N	M
204	U-N	2	1	-1	-1	U	N
218	V-H	1	2	1	1	V	H
304	Z-D	2	1	-1	-1	Z	D
325	Z-Y	1	0	-1	-1	Z	Y
372	b-U	0	2	2	1	b	U
399	c-U	0	2	2	1	c	U

Una vez seleccionados los caracteres donde $CR \neq 0$ se ordenan los eventos que participaron en la formación de eventos-apareados con $CR \neq 0$ y se calcula el CRT y CAT. El CRT se calcula a partir de la diferencia entre la suma de los valores de estado que adoptó un evento determinado todas las veces que participó en la fila de un par de eventos menos la suma de todos los valores de estado en los cuales dicho evento participó como columna en el par de eventos. El CAT se calcula a partir de la suma de los valores absolutos de los dos términos que se utilizan para calcular el CRT.

Eventos	Como parte de una fila (F)	Como parte de una columna (C)	CRT [=(F) - (C)]	Valor absoluto de (F)	Valor absoluto de (C)	CAT [=Abs.(F)+Abs.(C)]
b	1	0	1	1	0	1
c	1	0	1	1	0	1
D	0	-3	3	0	3	3
E	-1	2	-3	1	2	3
F	0	1	-1	0	1	1
G	0	1	-1	0	1	1
H	0	1	-1	0	1	1
J	1	0	1	1	0	1
K	2	0	2	2	0	2
M	0	1	-1	0	1	1
N	1	-1	2	1	1	2
U	-1	2	-3	1	2	3
V	1	0	1	1	0	1
Y	0	-1	1	0	1	1
Z	-2	0	-2	2	0	2

11. Identificación de los eventos que se movieron activamente en la secuencia. Para identificar los eventos que se han movido efectivamente en la secuencia se calcula el valor absoluto de CRT para cada evento. Una vez obtenido se calcula la mediana de la distribución de los valores absolutos de CRT para todos los eventos seleccionados. La mediana es el criterio que se utilizará como valor límite para distinguir aquellos eventos que se movieron activamente de otros que no lo hicieron. Así, se seleccionan todos los eventos cuyos valores de CRT absoluto estén por arriba de la mediana, y se descartan los que tuvieran valores iguales o menores a la mediana. Así, continuando con el ejemplo anterior:

Evento	CRT	Valor absoluto de CRT	Eventos seleccionados	Eventos rechazados
b	1	1		x
c	1	1		x
D	3	3	x	
E	-3	3	x	
F	-1	1		x
G	-1	1		x
H	-1	1		x
J	1	1		x
K	2	2	x	
M	-1	1		x
N	2	2	x	
U	-3	3	x	
V	1	1		x
Y	1	1		x
Z	-2	2	x	
Mediana=		1		

Con los eventos seleccionados, se aplica una corrección para descartar los eventos que se han movido de forma aparente. Para ellos, se calcula el CRT ajustado donde los valores que se suman corresponden a los cambios relativos en el que intervino el evento, excluyendo aquellos en los cuales el otro evento que participa es también un evento seleccionado.

Continuando con el ejemplo:

Evento	CRT	Cambio relativo excluyendo otros eventos		CRT ajustado	CAT ajustado	J (CRT/CAT)
		Como parte de una fila	Como parte de una columna			
D	3	0	1	1	1	1
E	-3	0	-1	-1	1	-1
K	2	1	0	1	1	1
U	-3	-1	-2	-3	3	-1
V	1	1	0	1	1	1
Z	-2	-1	0	-1	1	-1

Si, en el ejemplo, alguno de los eventos se hubiera movido de forma aparente, el valor del CRT ajustado hubiera sido cero, ya que todos los movimientos detectados en ese evento tendrían relación con movimientos de otros eventos seleccionados.

12. Detección de la coherencia de movimiento. Se utiliza el cociente $J=(CRT/CAT)$, mostrado en la última columna de la tabla anterior, para indicar la dirección neta de cambio del evento en la secuencia. Cuando $J= -1$ indica que el evento se ha movido hacia etapas más tempranas de la secuencia (el evento avanza en la secuencia), mientras que el valor de $J= +1$ indica que el evento se ha movido a etapas más tardías de la secuencia (el evento se retrasa en la secuencia).

13. Los eventos sinapomórficos de todas las ramas de la filogenia de Mammalia se muestran en la Figura III.7.

BIBLIOGRAFÍA

- Abba A.M., Casini, M.H. 2008. Ecology and conservation of three species of armadillos in the Pampan region, Argentina. En: Vizcaíno, S.F., Loughry, W.J. (eds.). The biology of the Xenarthra. Univ. Press of Florida. 300-305.
- Abrantes, E.A.L., Bergqvist, L.P. 2006. Proposta filogenética para os Dasypodidae (Mammalia : Cingulata). En: Gallo, V., Brito, P.M., Silva, H.M.A., Figueiredo, F.J. (eds.). Paleontologia de Vertebrados : Grandes Temas e Contribuições Científicas. Interciência, Rio de Janeiro, Brasil. pp 261-274.
- Alberch, P., Gould, S.J., Oster, G.F., Wake, D.B. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology* 5(3) : 296-317.
- Ameghino F., 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la Republica Argentina. Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba 6: 1027 y Atlas: 98 lams.
- Ameghino, F. 1906. La perforación astragaliana en *Priodontes*, *Canis* (*Chrysocion*) y *Typotherium*. Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, Serie III, Tomo VI, 1-19.
- Amira. 2011. Versión 5.4.0, Visage Imaging Richmond, Australia.
- Amrine-Madsen, H., Koepfli, K.P., Wayne, R.K., Springer, M.S. 2003. A new phylogenetic marker, apolipoprotein B, provides compelling evidence for eutherian relationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 28 : 225-240.
- Arthur, W. 2004. Biased embryos and evolution. Cambridge University Press, Cambridge, U.K. 248 pp.

- Asher, R.J., Lehmann, T. 2008. Dental eruption in afrotherian mammals. *BMC Biology* 6:14.
- Asher, R.J., Bennett, N., Lehmann, T. 2009. The new framework for understanding placental mammal evolution. *BioEssays* 31 : 853-864.
- Asher, R.J., Olbricht, G. 2009. Dental ontogeny in *Macroscelides proboscideus* (Afrotheria) and *Erinaceus europaeus* (Lipotyphla). *Journal of Mammalian Evolution* 16 :99-115.
- Asher, R.J., Novacek, M.J., Geisler, J.H. 2003. Relationships of endemic African mammals and their fossil relatives based on morphological and molecular evidence. *Journal of Mammalian Evolution*, 10:131–162.
- Bergqvist, L.P., Abrantes, E.A.L., Avilla, L.d.S. 2004. The Xenarthra (Mammalia) of São José de Itaboraí Basi (upper Paleocene, Itaboraian), Rio de Janeiro, Brazil. *Geodiversitas*, 26(2):323-337.
- Bininda-Emonds, O.R.P., Jeffery, J.E., Richardson, M.K. 2003a. Inverting the hourglass: quantitative evidence against the phylotypic stage in vertebrate development. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 270:341-346.
- Bininda-Emonds, O.R.P., Jeffery, J.E., Richardson, M.K. 2003b. Is Sequence Heterochrony an important evolutionary mechanism in mammals? *Journal of mammalian evolution* 10(4):335-361
- Bininda-Emonds, O.R.P., Cardillo, M., Jones, K.E., MacPhee, R.D.E., Beck, R.M.D., Greyner, R., Price, S.A., Vos, R.A., Gittleman, J.L., Purvis, A. 2007. *Nature*. 446:507-512.
- Blanga-Kanfi, S., Miranda, H., Penn, O., Pupko, T., Debry, R.W., Huchon, D. 2009. Rodent phylogeny revised: analysis of six nuclear genes from all major rodent clades.

- Bordas, A.F. 1933. Notas sobre los Eutatinae. Nueva subfamilia extinguida de Dasypodidae. Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires, 37:583-614.
- Buchholtz, E.A., Stepien, C.C. 2009. Anatomical transformation in mammals: developmental origin of aberrant cervical anatomy in tree sloths. *Evolution & Development* 11(1): 69-79.
- Canevari, M., Vaccaro, O. 2007. Guía de Mamíferos del sur de América del Sur. 1ª ed., L.O.L.A. (Literature of Latin America), Buenos Aires, Argentina. 424 pp.
- Carlini, A.A., Scillato-Yané, G.J. 1996. *Chorobates recens* (Xenarthra, Dasypodidae) y un análisis de la filogenia de los Euphractini. *Revista Museo de La Plata (NS)*, 9:225-238.
- Carlini, A.A., Scillato-Yané, G.J. 1993. Origin and evolution of the "Glyptodontoids". Abstract of papers. Fifty-Third Annual Meeting, Society of Vertebrate Paleontology. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Supplement, Abstract of Papers, 13(3):A28.
- Carlini, A.A., Ciancio, M., Scillato-Yané, G.J. 2005. Los Xenarthra de Gran Barranca, más de 20 Ma de historia. *Actas XVI Congreso Geológico Argentino, La Plata*, IV:419-424.
- Carlini, A.A., Ciancio, M.R., Flynn, J.J., Scillato-Yané, G.J., Wyss, A.R. 2009. The phylogenetic and biostratigraphic significance of new armadillos (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae, Euphractinae) from the Tinguirirican (Early Oligocene) of Chile. *Journal of Systematic Palaeontology* 7(4):489-503.

- Carlini, A.A., Ciancio, M.R., Scillato-Yané, G.J. 2010. Chapter 7: Middle Eocene – Early Miocene Dasypodidae (Xenarthra) of southern South America: faunal succession at Gran Barranca – biostratigraphy and paleoecology. En: Madden, R.H., Carlini, A.A., Vucetich, M.G., Kay, R.F. (eds.), The Paleontology of Gran Barranca: evolution and environmental change through the middle Cenozoic of Patagonia. Cambridge University Press, Cambridge, U.K. 106-129 pp.
- Cética, P.D., Merani, M.S. 2008. Sperm evolution in dasypodids. En: Vizcaíno, S.F., Loughry, W.J. (eds.). The biology of the Xenarthra. University Press of Florida, 143-150.
- Cética, P.D., Solari, A.J., Merani, M.S., De Rosas, J.C., Burgos, M.H. 1998. Evolutionary sperm morphology and morphometry in armadillos. Journal of Submicroscopic Cytology and Pathology, 30:309-314.
- Ciancio, R.M., Carilini, A.A. 2008. Identificación de ejemplares tipo de Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) del Paleógeno de Argentina. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, n.s., 10:221-237.
- Ciancio, M.R., Krmpotic, C.M., Carlini, A.A., Barbeito, C. 2007. Morfología interna de los osteodermos de Dasypodinae y Euphractinae (Xenarthra, Dasypodidae). En: III Congreso de Mastozoología, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia: Resúmenes, p. 50.
- Ciancio, M.R., Castro, M.C., Galliari, F.C., Carlini, A.A., Asher, R.J. 2012. Evolutionary implications of dental eruption in *Dasypus* (Xenarthra). Journal of Mammalian Evolution 19(1):1-8.
- Ciancio, M.R., Carlini, A.A., Campblee, K.E., Scillato-Yané, G.J. 2012. New Palaeogene cingulates (Mammalia, Xenarthra) from Santa Rosa, Perú and

their importance in the context of South American faunas. Journal of Systematic Palaeontology. Publicado on-line DOI: 10.1080/14772019.2012.704949

Cifelli, R.L. 1983. Eutherian tarsals from the late Paleocene of Brazil. American Museum Novitates, 2761:1-31.

Cooper, Z.K. 1930. A histological study of the integument of the armadillo, *Tatusia novemcincta*. The American Journal of Anatomy, 45(1).

Costa, F.R., Vizcaíno, S.F. 2010. A diagnostic character revisited: is there a fifth toe in the forefoot of *Dasypus novemcinctus* (Xenarthra: Dasypodidae)? Zootaxa, 2671:61-64.

Cuvier, G.B. 1798. Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux. Baudoin, Paris, 710 pp.

de Jong, W.W., Zweers, A., Joysey, K.A., Gleaves, J.T., Boulter, D. 1985. Protein sequence analysis applied to Xenarthran and Pholidote Phylogeny. En: Montgomery, G.G. (ed.). The evolution and ecology of armadillos, sloths, and vermilinguas. Washington, DC, Smithsonian Institution Press, 65-76.

Delsuc, F., Catzeflis, F.M., Stanhope, M.J., Douzery, E.J.P. 2001. The exolution of armadillos, anteaters and sloths depicted by nuclear and mitochondrial phylogenies: implications for the status of the enigmatic fossil *Eurotamandua*. Proceedings of the Royal Society of London series B, 268:1605-1615.

Delsuc, F., Scally, M., Madsen, O., Stanhope, M.J., de Jong, W.W., Catzeflis, F.M., Springer, M.S., Douzery, E.J., 2002. Molecular phylogeny of living

- xenarthrans and the impact of character and taxon sampling on the placental tree rooting. *Molecular Biology and Evolution*, 19:1656-1671.
- Derrickson, E.M. 1992. Comparative reproductive strategies of altricial and precocial eutherian mammals. *Functional Ecology*, 6(1):57-65.
- Domagk, G. 1933. Neuerungen auf dem Gebiet der histologischen Technik. *Medizin und Technik*, 1:126-136.
- Douady, C.J., Douzery, E.J.P. 2003. Molecular estimation of eulipotyphlan divergence times and the evolution of "Insectivora". *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 28:285-296.
- Engelmann, G.F. 1985. The phylogeny of the Xenarthra. En: Montgomery, G.G. (ed.). *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas*. Washington, DC. Smithsonian Institution Press. 51-64.
- Fariña, R.A., Vizcaíno, S.F. 1997. Allometry of the leg bones in armadillos (Mammalia, Dasypodidae). A comparison with other mammals. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 62:65-70.
- Fernández, M. 1915. Die Entwicklung der Mulita. La embriología de la mulita (*Tatusia hybrida* Desm.). *Revista del Museo de La Plata*, Tomo XXI, Segunda serie, Tomo VIII. 170 figs., 520pp.
- Fernández, M. 1922. Sobre la histogénesis y filogenia de la caparaza ósea de desdentados. En: *Publicaciones de la Junta para el homenaje a Cajal* (Eds.). Libro en honor de D.S. Ramón y Cajal. Madrid, Tomo II, 385-406 pp.
- Fernández, M. 1931. Sobre la anatomia microscópica y embriología de la coraza de *Dasypus villosus*. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de la Rep. Argentina*. X, 61-121 pp.

- Flower, W.H. 1885. An introduction to the osteology of the Mammalia.
Macmillan and Co., London.
- Galliari, F.C., Carlini, A.A., Sánchez-Villagra, M.R. 2010. Evolution of the axial skeleton in armadillos (Mammalia, Dasypodidae). *Mammalian Biology* 75 :326-333.
- Galliari, F.C., Carlini, A.A. 2011. Torsión de la tibia-fíbula en armadillos y su relación con los hábitos fosoriales. XXIV Jornadas Argentinas de Mastozoología, La Plata, Buenos Aires, Argentina.
- Gardner, A.L. 2005. Order Cingulata. En: Wilson, D.E., Reeder, D.M. (eds.), *Mammal Species of the World. A taxonomic and geographic reference*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 3ª edición, 94-103 pp.
- Gaudin, T.J. 1999. The morphology of xenarthrous vertebrae (Mammalia, Xenarthra). *Fieldiana n.s.* 41: 1-38.
- Gaudin, T.J., Wible, J.R. 2006. The phylogeny of living and extinct armadillos (Mammalia, Xenarthra, Cingulata): a craniodental análisis. En: Carrano, M.T., Gaudin, T.J., Blob, R.W., Wible, J.R. (eds.), *Amniote Paleobiology, Perspectives on the evolution of Mammals, Birds and Reptiles*. The University of Chicago Press, Chicago and London, 153-198 pp.
- Gegenbaur, K. 1864. Untersuchungen zur Vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Engelmann, Leipzig, Alemania. 127 pp. y 6 lám.
- Gould, S.J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard University Press; Cambridge, Mass. 501 pp.
- Gray, H. 1977. Osteology – The skeleton. En: Pick, T.P., Howden, R. (eds.). *Anatomy, descriptive and surgical*. 15 ed., Gramercy Books, New York, pp 33-216.

- Hallström, B.M., Kullberg, M., Nilsson, M.A., Janke, A. 2007. Phylogenomic data analyses provide evidence that Xenarthra and Afrotheria are sister groups. *Molecular Biology and Evolution*, 24(9):2059-2068.
- Hamlett, G.W.D. 1939. Identity of *Dasypus septemcinctus* Linnaeus with notes on some related species. *Journal of Mammalogy*, 20:328-336.
- Hautier, L., Weisbecker, V., Sánchez-Villagra, M.R., Goswami, A., Asher, R.J. 2010. Skeletal development in sloths and the evolution of mammalian vertebral patterning. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 107(44):18903-18908.
- Hautier, L., Weisbecker, V., Goswami, A., Knight, F., Kardjilov, N., Asher, R.J. 2011. Skeletal ossification and sequence heterochrony in xenarthran evolution. *Evolution & Development* 13(5):460-476.
- Hildebrand, M. 1985. Digging of quadrupeds. En: Hildebrand, M., Bramble, D.M., Liem, K.F., Wake, D.B. (eds.), *Functional vertebrate morphology*, Cambridge, Belknap Press, 89-109.
- Hoffstetter, R. 1958. Xenarthra. En: Piveteau, J. (Ed.), *Traité de paleontologie*. París, Francia, 6(2):535-636.
- Huxley, T. 1872. *A manual of the anatomy of vertebrated animals*. New York, D. Appleton and Co., 431 pp.
- Huxley, J.S. 1932. *Problems of relative growth*. The Dial Press, New York. 276 pp.
- Hill, R.V. 2006. Comparative anatomy and histology of xenarthran osteoderms. *Journal of Morphology*, 267:1441-1460.

- Jeffery, J.E., Bininda-Emonds, O.R.P., Coates, M.I., Richardson, M.K. 2002a. Analyzing evolutionary patterns in amniote embryonic development. *Evolution and Development*, 4(4):292-302.
- Jeffery, J.E., Richardson, M.K., Coates, M.I., Bininda-Emonds, O.R.P. 2002b. Analyzing developmental sequences within a phylogenetic framework. *Systematic Biology*, 51(3):478-491.
- Jeffery, J.E., Bininda-Emonds, O.R.P., Coates, M.I., Richardson, M.K. 2005. A New technique for identifying sequence heterochrony. *Systematic Biology*, 54(2):230-240.
- Kjer, J.O., Honeycutt, R.L. 2007. Site specific rates of mitochondrial genomes and the phylogeny of eutheria. *BMC Evolutionary Biology* 7:8.
- Kriegs, J.O., Churakov, G., Kieffmann, M., Jordan, U., Brosius, J., Scmitz, J. 2006. Retroposed as archives for the evolutionary history of placental mammals. *PLoS Biology* 4(4): e91.
- Krmpotic, C.M, Ciancio, M.R., Barbeito, C., Mario, R.C., Carlini, A.A. 2009. Osteoderm morphology in recent and fosil euphractine xenarthrans. *Acta Zoologica (Stockholm)*, 90:339-351.
- Layne, J.N. 2003. Armadillo. En: Feldhamer, G.A., Thompson, B.C., Chapman, J.A. (eds.), *Wild mammals of North America: Biology, management, and conservation*. Second Edition, The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London. 75-96 pp.
- Lewis, O.J. 1964. The homologies of the mammalian tarsal bones. *Journal of Anatomy*, 98(2):195-208.

- Mabee, P.M., Trendler, T.A. 1996. Development of the cranium and paired fins in *Betta splendens* (Teleostei: Percomorpha): Intraspecific Variation and Interspecific Comparisons. *Journal of Morphology*. 227:249-287.
- Mabee, P.M., Olmstead, K.L., Cabbage, C.C. 2000. An experimental study of intraspecific variation, developmental timing, and heterochrony in fishes. *Evolution*, 54(6):2091-2106.
- Maddison, W., Maddison, D. 2010. Mesquite, versión 2.74. <http://www.mesquiteproject.org>
- Madsen, O., Scally, M., Douady, C.J., Kao, D.J., DeBry, R.W., Adkins, R., Amrine, H.M., Stanhope, M.J., de Jong, W.W., Springer, M.S. 2001. Parallel adaptive radiations in two major clades of placental mammals. *Nature* 409: 610-614.
- Maisano, J.A. 2002a. Postnatal skeletal ontogeny in five xantusiids (Squamata: Scleroglossa). *Journal of Morphology*, 254:1-38.
- Maisano, J.A. 2002b. Postnatal skeletal ontogeny in *Callisaurus draconoides* and *Uta stansburiana* (Iguania: Phrynosomatidae). *Journal of Morphology*, 251:114-139.
- Maisano, J.A. 2002c. The potential utility of postnatal skeletal developmental patterns in squamate phylogenetics. *Zoological journal of the linnean society*, 136:277-313.
- McBee, K., Baker, R.J. 1982. *Dasypus novemcinctus*. *Mammalian Species*, 162:1-9.
- McKenna, M.C. 1975. Toward a phylogenetic classification of the Mammalia. En: Luckett, W.P., Szalay, F.S. (eds.), *Phylogeny of the Primates: a multidisciplinary approach*, Plenum, New York, 21-46 pp.

- McKenna, M.C., Bell, S.K. 1997. Classification of mammals above the species level. Columbia University Press, New York. 631pp.
- Milne, N., Vizcaíno, S.F., Fernicola, J.C. 2009. A 3D geometric morphometric analysis of digging ability in the extant and fossil cingulate humerus. *Journal of Zoology*, 278(1):48-56.
- Milne, N., Toledo, N., Vizcaíno, F. 2011. Allometric and group differences in the xenarthran femur. *Journal of Mammalian Evolution*. Publicado online: <http://dx.doi.org/10.1007/s10914-011-9171-0>
- Mook, D. 1977. Larval and osteological development of the Sheepshead, *Archosargus probatocephalus* (Pisces: Sparidae). *Copeia*, 1977(1):126-133.
- Murphy, W.J., Eizirik, E., Johnson, W.E., Zhang, Y.P., Ryder, O.A., O'Brien, S.J. 2001a. Molecular phylogenetics and the origin of placental mammals. *Nature* 409: 614-618.
- Murphy, W.J., Eizirik, E., O'Brien, S.J., Mdsen, O., Scally, M., Douady, C.J., Teeling, E., Ryder, O.A., Stanhope, M.J., de Jong, W.W., Springer, M.S. 2001b. Resolution of the early placental mammal radiation using bayesian phylogenetics. *Science* 294, 2348-2351.
- Newman, H.H., Patterson, T.J. 1906. The development of the nine-banded armadillo from the primitive streak stage to birth; with especial reference to the question of specific polyembryony. *Journal of Morphology* 21(3): 64pp. y 9 lám.
- Newman, H.H. 1913. The Natural History of the Ninebanded Armadillo of Texas. *The American Naturalist*, 47(561):513-539.

- Nikolaev, S., Montoya-Burgos, J.I., Margulies, E.H., NISC Comparative Sequencing Program, Rougemont, J., Nyffeler, B., Antonarakis, S.E. 2007. Early history of mammals is elucidated with the ENCODE multiple species sequencing data. *PLoS Genetics*, 3(1) :e2.
- Novacek, M.J. 1992. Mammalian Phylogeny: shaking the tree. *Nature*, 356:121-125.
- Novacek, M.J., Wyss, A.R. 1986. Higher-level relationships of the recent eutherian orders: morphological evidence. *Cladistics*, 2:257-87.
- Nowak, R.M. 1999. Walker's mammals of the world, 6th ed. Baltimore, Maryland, Jhon Hopkins University Press. 836 pp.
- Oliveira, E.V., Bergqvist, L.P. 1998. A new paleocene armadillo (Mammalia, Dasypodoidea) from the Itaborai Basin, Brazil. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial*, 5 :35-40.
- Olocco-Diz, M.J., Duggan, A. 2004. The first Hand-Rearing of Larger Hairy Armadillos (*Chaetophractus villosus*) at the Temaikèn Foundation. *Edentata*, 6:27-30.
- Patterson, B., Segall, W., Turnbull, D. 1989. The ear region in xenarthrans (=Edentata, Mammalia). Part I. Cingulata. *Fieldiana, Geology n.s.*, 21 :1-45.
- Patterson, B., Segall, W., Turnbull, W.D. 1992. The ear region in xenarthrans (=Edentata: Mammalia). Part II. Pilosa (sloths and anteaters), palaeonodons, and a miscellany. *Fieldiana, n.s.*, 24:1-79.
- Paula-Couto C., 1979. Capítulo XII: Ordem Edentata Cuvier, 1798 (=Xenarthra Cope, 1889). *Tratado de Paleomastozoología*, Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 189-239 pp.

- Poljak, S., Confalonieri, V., Fasanella, M., Gabrielli, M., Lizarralde, M.S. 2010. Phylogeography of the armadillo *haetophractus villosus* (Dasypodidae Xenarthra): Post-glacial range expansión from Pampas to Patagonia (Argentina). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 55:38-46.
- Polly, D.P. 2007. Chapter 15: Limbs in mammalian evolution. En: Hall, B.K. (ed.), *Fins into limbs: evolution, development, and transformation*. Chicago, The University of Chicago Press, pp.245-268.
- Prochel, J., Vogel, P., Sánchez-Villagra, M.R. 2004. Hand development and sequence of ossification in the forelimb of the European shrew *Crocidura russula* (Soricidae) and comparisons across therian mammals. *Journal of Anatomy*, 205:99-111.
- Prochel, J. 2006. Early skeletal development in *Talpa europaea*, the common european mole. *Zoological Science*, 23 :427-434.
- Prodöhl, P.A., Loughry, W.J., McDonough, C.M., Nelson, W.S., Avise, J.C. 1996. Molecular documentation of polyembryony and the micro-spatial dispersion of clonar sibships in the nine-banded armadillo, *Dasypus novemcinctus*. *Proceedings of the Royal Society of London*, 263:1643-1649.
- Redford, K.H. 1985. Food habits of armadillos (Xenarthra: Dasypodidae). En: Montgomery, G.G. (Ed.), *The evolution and ecology of armadillos, sloths, and vermilinguas*. Smithsonian Institution Press, Washington and London. 429-437 pp.
- Redford, K.H., Wetzel, R.M. 1985. *Euphractus sexcinctus*. *Mammalian Species*, 252:1-4, 3 figs.

- Rieppel, O. 1992. Studies on Skeleton Formation in Reptiles. III. Patterns of Ossification in the Skeleton of *Lacerta vivipara* Jacquin (Reptilia, Squamata). Fieldiana: Zoology, 68(1-25).
- Rieppel, O. 1993. Studies on skeleton formation in reptiles. V. Patterns of ossification in the skeleton of *Alligator mississippiensis* DAUDIN (Reptilia, Crocodylia). Zoological Journal of the Linnean Society, 109:301-325.
- Romer, A.S. 1949. The vertebrate body. W.B. Saunders, Philadelphia. 643 pp.
- Rose, K.D. Emry, R.J. 1993. Chapter 7: Relationships of Xenarthra, Pholidota, and fossils “edentates”: the morphological evidence. En: Szalay, F.S., Novacek, M.J., McKenna, M.C. (eds.), Mammal Phylogeny: Placentals. Springer-Verlag, New York, 81-102 pp.
- Rose, K.D., Krishtalka, L., Stucky, R.K. 1991. Revision of the Wind River faunas, early Eocene of central Wyoming. Part 11. Palaeonodonta (Mammalia). Annals of the Carnegie Museum, 60:63-82.
- Sánchez-Villagra, M.R. 2002. Comparative patterns of postcranial ontogeny in therian mammals: an analysis of relative timing of ossification events. Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol), 294:264-273.
- Sánchez-Villagra, M.R., Gemballa, S., Nummela, S., Smith, K.K., Maier, W. 2002. Ontogenetic and phylogenetic transformations of the ear ossicles in marsupial mammals. Journal of Morphology, 251 :219-238.
- Sánchez-Villagra, M.R., Narita, Y., Kuratani, S. 2007. Thoracolumbar vertebral number : the first skeletal synapomorphy for afrotherian mammals. Systematic and Biodiversity 5 :1-17.

- Sánchez-Villagra, M.R., Goswami, A., Weisbecker, V., Mock, O., Kuratani, S. 2008. Conserved relative timing of cranial ossification patterns in early mammalian evolution. *Evolution and Development*, 10(5):519-530.
- Schulthess, B. 1919. Beiträge zur Kenntnis der Xenarthra auf Grund der "Santiago Roth'schen Sammlung" des Zoologischen Museums der Universität Zürich. *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse*. Vol. XLIV.
- Scillato-Yané, G.J. 1980. Catálogo de los Dasypodidae fósiles (Mammalia, Edentata) de la República Argentina. *Actas II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología*, Bs.As., Tomo III:7-36.
- Scillato-Yané, G.J. 1982. Los Dasypodidae (Mammalia, Edentata) del Plioceno y Pleistoceno de Argentina. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, La Plata, Bs. As., Argentina. 158 pp.
- Scillato-Yané, G.J. 1986. Los Xenarthra fósiles de Argentina (Mammalia, Edentata). *Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, 151-155 pp.
- Scott, W. 1903-1905. Volume V: Mammalia of the Santa Cruz Beds: I. Edentata. En: Hatcher, J.B. (ed.), *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899*. The University of Princeton, N.J., 63 figs., 364 pp.
- Shoshani, J. 1986. Mammalian phylogeny: comparison of morphological and molecular results. *Molecular Biology and Evolution*, 3:222-242.
- Shoshani, J., McKenna, M.C. 1998. Higher taxonomic relationships among extant mammals based on morphology, with selected comparisons of

results from molecular data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 9(3): 572-584.

Shubin, N.H. 1994. History, ontogeny, and evolution of the archetype. En: Hall, B.K. (Ed.), *Homology: the hierarchical basis of comparative biology*. Academic Press, San Diego, 250-267 pp.

Shubin, N.H., Alberch, P. 1986. A morphogenetic approach to the origin and basic organisation of the tetrapod limb. En: Hecht, M.K., Wallace, B., Prance, G.I. (eds.), *Evolutionary Biology*. Plenum Press, New York, 319-387 pp.

Simpson, G.G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 85:1-350.

Smith, K.K. 1996. Integration of craniofacial structures during development in mammals. *American Zoologists*, 36:70-79.

Smith, K.K. 1997. Comparative patterns of craniofacial development in the eutherian and metatherian mammals. *Evolution*, 51: 1663-1678.

Smith, K.K. 2001. Heterochrony revisited: the evolution of developmental sequences. *Biological Journal of Linnean Society* 73: 169-186.

Steppan, S.J., Adkins, R.M., Anderson, J. 2004. Phylogeny and divergence-date estimates of rapid radiations in muroid rodents based on multiple nuclear genes. *Systematic Biology*. 53(4):533-553.

Storrs, E.E., Burchfield, H.P., Rees, R.J.W. 1988. Superdelayed parturition in armadillos: a new mammalian survival strategy. *Leprosy Review*, 59:11-15.

Strauss, R.E. 1992. Developmental variability and heterochronic evolution in Poeciliid fishes (Cyprinodontiformes). En: Mayden, R.L. (Ed.), *Systematics*,

- historical ecology, and North American freshwater fishes. Stanford Univ. Press, Stanford, CA, pp. 492–513.
- Thomas, O. 1885. On the homologies and succession of the teeth in the Dasyuridae, with an attempt to trace the history of the evolution of mammalian teeth in general. Philosophical Transactions of the Royal Society of London series B, 178: 443-461.
- Velhagen, W.A. 1995. A comparative study of cranial development in the Thamnophiinae snakes (Serpentes: Colubridae). Ph. D. Dissertation, Duke University, Durham, North Carolina.
- Velhagen, W.A. 1997. Analysing developmental sequences using sequence units. Systematic Biology. 46(1):204-210.
- Vickaryous, M.K., Hall, B.K. 2006. Osteoderm morphology and development in the nine-banded armadillo, *Dasypus novemcinctus* (Mammalia, Xenarthra, Cingulata). Journal of Morphology, 267:1273 – 1283.
- Vickaryous, M.K., Sire, J.Y. 2009. The integumentary skeleton of tetrapods: origin, evolution, and development. Journal of Anatomy, 214:441-464.
- Vicq d'Azyr, M.F. 1792. Système anatomique des quadrupeds. Encyclopédie Methodique. Paris, Vve. Agasse, vol. 2.
- Vizcaíno, S.F., Fariña, R.A. 1997. Diet and locomotion of the armadillo *Peltephilus*: a new view. Lethaia, 30:79-86.
- Vizcaíno, S.F., Milne, N. 2002. Structure and function in armadillo limbs (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae). Journal of Zoology, 257:117-127.
- Vizcaíno, S.F., Fariña, R.A., Mazzetta, G.V. 1999. Ulnar dimensions and fossoriality in armadillos. Acta Theriologica, 44(3):309-320.

- Vizcaíno, S.F., Bargo, S.M., Kay, R.F., Milne, N. 2006. The armadillos (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae) of the Santa Cruz formation (early-middle Miocene): an approach to their paleobiology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 237:255-269.
- Vizcaíno, S.F., Blanco, R.E., Bender, B.J., Milne, N. 2011. Proportions and function of the limbs of glyptodonts. *Lethaia*, 44:93-101.
- Waddell, P.J., Shelley, S. 2003. Evaluating placental inter-ordinal phylogenies with novel sequences including RAG1, gamma-fibrinogen, ND6, and mt-tRNA, plus MCMC-driven nucleotide, amino acid, and codon models. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 28 :197-224.
- Waddell, P.J., Kishino, H., Ota, R. 2001. A phylogenetic foundation for comparative mammalian genomics. *Genome Informatics* 12 : 141-154.
- Wagner, G.P. Chiu, C.H. 2001. The tetrapod limb: A hypothesis on its origin. *Journal of Experimental Zoology (Molecular Development and Evolution)*. 291:226-240.
- Weber, M. 1904. *Die saugtiere*. Gustav Fischer, Jena, 866 pp.
- Weiss, L.P., Wislocki, G.B. 1956. Seasonal variation in hematopoiesis in the dermal bones of the nine-banded armadillo. *Anatomical Record*, 126:143-163.
- Werneburg, I. 2011. The cranial musculature of turtles. *Palaeontologia Electronica*, 14(2):15A:99 pp.
- Wetzel, R.M. 1985a. The identification and distribution of recent Xenarthra (=Edentata). En: Montgomery, G.G. (Ed.), *The evolution and ecology of armadillos, sloths, and vermilinguas*. Smithsonian Institution Press, Washington and London, pp. 5-21.

- Wetzel, R.M. 1985b. Taxonomy and distribution of armadillos, Dasypodidae. En: Montgomery, G.G. (Ed.), The evolution and ecology of armadillos, sloths, and vermilinguas. Smithsonian Institution Press, Washington and London, pp. 23-46.
- Wetzel, R.M., Mondolfi, E. 1979. The subgenera and species of long-nosed armadillos, genus *Dasypus* L. En: Eisenberg, J.F. (Ed.), Vertebrate ecology in the northern neotropics. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, pp. 43-64.
- Wildman, D.E., Uddin, M., Opazo, J.C., Liu, G., Lefort V., Guindon, S., Gascuel, O., Grossman, L.I., Romero, R., Goodman, M. 2007. Genomics, biogeography, and the diversification of placental mammals. [Proceedings of the National Academy of Sciences USA](#), 104(36):14395-14400.
- Wilson, D.E., Reeder D.M. 2005. Mammals Species of the world. A taxonomic and geographic reference (3ª edición), Johns Hopkins University Press, 2, 142 pp.
- Wilson, L.A.B., Schradin, C., Mitgutsch, C., Galliari, F.C., Mess, A., Sánchez-Villagra, M.R. 2010. Skeletogenesis and sequence heterochrony in rodent evolution, with particular emphasis on the African striped mouse, *Rhabdomys pumilio* (Mammalia). *Organisms Diversity & Evolution* 10 : 243-258.
- Wray, G.A., McClay, D.R. 1989. Molecular heterochronies and heterotopies in early echinoid development. *Evolution*, 43:803-813.
- Yalden, D.W. 1966. The functional morphology of the mammalian carpus. PhD Thesis, University of London.

- Zack, S.P., Penkrot, T.A., Bloch, J.I., Rose, K.D. 2005. Affinities of 'hyopsodontids' to elephant shrews and a Holarctic origin of Afrotheria. *Nature*, 434:497–501.
- Zurita, A.E. 2007. Sistemática y evolución de los Hoplophorini (Xenarthra, Glyptodontidae, Hoplophorinae, Mioceno tardío-Holoceno temprano). Importancia bioestratigráfica, paleobiogeográfica y paleoambiental. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. 363 pp.